



Pro gradu -tutkielma

Maantiede  
Luonnonmaantiede

ARKTISEN VUORISTOTUNDRAN PENSASTUMISEN VAIKUTUS YMPÄRÖIVÄÄN  
KASVILLISUUTEEN JA MAAPERÄN KOSTEUS- JA LÄMPÖTILAOLoihin

Meri Lindholm

2018

Ohjaaja(t):

Professori Miska Luoto

FM Julia Kemppinen

HELSINGIN YLIOPISTO  
MATEMAATTIS-LUONNONTIETEELLINEN TIEDEKUNTA  
GEOTIETEIDEN JA MAANTIETEEN OSASTO  
MAANTIEDE

PL 64 (Gustaf Hällströmin katu 2)  
00014 Helsingin yliopisto

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty <b>Matemaattis-luonnontieteellinen tiedekunta</b>		Laitos/Institution– Department <b>Geotieteiden ja Maantieteen osasto</b>	
Tekijä/Författare – Author <b>Meri Elina Lindholm</b>			
Työn nimi / Arbetets titel – Title <b>Arktisen vuoristotundran pensastumisen vaikutus ympäröivään kasvillisuuteen ja maaperän kosteus- ja lämpötilaoloihin</b>			
Oppiaine /Läroämne – Subject <b>Maantiede</b>			
Työn laji/Arbetets art – Level <b>Pro Gradu</b>	Aika/Datum – Month and year <b>09.08.2018</b>	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages <b>87</b>	
Tiivistelmä/Referat – Abstract  <p>Arktiselle alueelle kohdistuu ilmaston lämmetessä huomattava sopeutumispaine ja viileissä ilmastoissa keskeinen kasvillisuuden vaste on ikivihreiden pensasmaisten lajien levinneisyysalueen kasvu. Pensaiden määrän ennustetaan lisääntyvän 50 % vuoteen 2050 mennessä ja vaikuttavan siten huomattavasti abioottiseen ympäristöön, kuten maaperän lämpötilaan, kosteuteen sekä bioottiseen ympäristöön kasvillisuuden vuorovaikutusten kautta. Maaperän kosteus ja lämpötila ovat keskeisiä ekosysteemin biologisia prosesseja sääteleviä tekijöitä, jotka vaikuttavat esimerkiksi kasvillisuuteen, hiilen kiertoon ja ikiroudan paksuuteen. Pensastumisen aiheuttamien laajojen vuorovaikutussuhteiden muutosten vuoksi ilmiön tarkempi tunteminen on keskeisessä roolissa ilmastomuutoksen vaikutusten ennustamisessa. Vaikutuksia maaperän lämpötilaan on tutkittu kohtuullisen paljon suurten pensaiden osalta, mutta topografialtaan ja kosteusolosuhteiltaan voimakkaasti vaihtelevassa maisemassa matalien pensaiden eli varpujen vaikutus tunnetaan huonosti. Lisäksi maaperän kosteutta ei ole pensastumisen yhteydessä tutkittu kattavasti ja tulokset vaihtelevat merkittävästi eri tutkimusten välillä.</p> <p>Tutkielmassa tarkastellaan miten vuoristoisen tundran pensastuminen vaikuttaa maaperän kosteuteen ja lämpötilaan sekä ympäröivään kasvillisuuteen. Tutkimusasetelma perustuu parittaiseen tutkimusruutujen vertailuun sekä kenttämittauksiin kasvillisuudesta ja maaperän ominaisuuksista. Aineisto kattaa laajoja ympäristögradientteja (mm. maaperän kosteus ja topografia) ja pensaiden vaihtumisen maanmyötäisistä korkeisiin pensasiin (yli 40 cm). Vaikutusten vaihtelua suhteessa maisemaan tarkasteltiin käyttäen hienoresoluutioista LiDAR-aineistoa ja siitä johdettuja topografisia muuttujia. Maaperän lämpötila on matalien pensaiden kohdalla keskimäärin 0.8 °C viileämpi ja vaikutus voi kasvukaudella olla merkittävä etenkin kasvillisuuden stressin aikana. Lämpötilan laskun ja pensaiden peittävyys välillä havaittiin lineaarinen suhde. Maaperän kosteus taas on pensasaloilla 6 % matalampi ja siihen vaikuttaa mm. topografia, kuten myös kasvillisuuteen. vaikuttaa kasvillisuuden tapaan olevan riippuvainen topografisesta sijainnista. Arktisen ekosysteemin pensastumista on tutkittava lisää laajoilta alueilta, minkä kaukokartoitus mahdollistaa kustannustehokkaasti. Pensastuminen vaikuttaa etenkin tundran hiilen kiertoon ja sen muutoksiin, millä voi olla globaaleja ja kauaskantoisia seurauksia.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <b>Pensastuminen, maaperän kosteus, lämpötila, TPI, TWI, kasvillisuus, tundra, arktinen, ilmastomuutos</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited <b>Helsingin yliopisto, Kumpulan tiedekirjasto</b>			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

Tiedekunta/Osasto Fakultet/Sektion – Faculty <b>Faculty of Science</b>		Laitos/Institution– Department <b>Department of Geosciences and Geography</b>	
Tekijä/Författare – Author <b>Meri Elina Lindholm</b>			
Työn nimi / Arbetets titel – Title <b>Effects of Arctic-alpine shrubification on vegetation, soil temperature and soil moisture.</b>			
Oppiaine /Läroämne – Subject <b>Geography</b>			
Työn laji/Arbetets art – Level <b>Master's thesis</b>	Aika/Datum – Month and year <b>09.08.2018</b>	Sivumäärä/ Sidoantal – Number of pages <b>87</b>	
Tiivistelmä/Referat – Abstract  <p>The Arctic ecosystems are facing pressure to adapt to a changing climate. In these low-energy systems, the abundance of shrubs has increased in response to the climatic changes. Shrubification is predicted to increase the amount of shrubs c. 50 % by 2050. This will affect both the abiotic and biotic environment through changes in soil moisture and temperature as well as horizontal interactions in vegetation. Soil moisture and temperature are important drivers in various ecosystem processes, as they affect e.g. plant species distribution, carbon cycling and permafrost thaw. Due to the complex and vast environmental impacts, shrubification should be taken into consideration in climate change predictions of the Arctic nature. The link between shrubs and soil temperature has been studied on areas with tall shrubs. The impact of low and prostrate shrubs on soil temperature is not fully understood yet, as most studies have been carried out on tall shrubs.</p> <p>In this study, I investigated how shrubification of an Arctic-alpine ecosystem affect vegetation, soil temperature and moisture. This research was based on a paired study design, in which I compared plots with shrubs to shrubless ones, using in situ measurements of soil and vegetation variables. The study area covers large environmental gradients (e.g. soil moisture and topography) as well as prostrate to tall shrubs. Landscape level variation was studied using topographic variables derived from high-resolution LiDAR-data.</p> <p>Mean soil temperature was lower (0.8 °C) under shrub canopies and the effect might be considerable during vegetational stress periods. In addition, there was a positive linear relationship between soil temperature and shrub canopy cover. Mean soil moisture was 6 % lower underneath the shrub canopies, but as vegetation, it is mediated by topography as well. Further research on the shrubification of the Arctic is needed, and remote sensing provides a cost-effective way to collect data on large areas. Arctic shrubification may have cascading effects on a global scale through changes in the tundra carbon cycle, which makes it a timely and important research topic.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keywords <b>Shrubification, soil moisture, soil temperature, arctic, climate change, TPI, TWI, tundra, vegetation</b>			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited <b>University of Helsinki, Kumpula science library</b>			
Muuta tietoa – Övriga uppgifter – Additional information			

## SISÄLLYSLUETTELO

1 JOHDANTO.....	1
2 ARKTISEN ALUEEN PENSASTUMINEN .....	3
2.1 Pensastumista määrittävät muuttujat .....	5
2.2 Pensastumisen ekosysteemiä muuttavat mekanismit.....	8
3 PENSASTUMISEN VAIKUTUS KASVILLISUUTEEN .....	11
3.1 Abioottiset mekanismit ja bioottiset interaktiot.....	12
3.2 Pensaiden kokonaisvaikutus kasvillisuuteen .....	13
4 PENSASTUMISEN JA MAAPERÄN LÄMPÖTILA .....	15
4.1 Pensastumisen todetut vaikutukset maaperän lämpötilaan .....	16
5 PENSASTUMINEN JA MAAPERÄN KOSTEUS .....	17
5.1 Maaperän kosteutta määrittävät muuttujat.....	18
5.2 Pensastumisen vaikutus maaperän kosteusoloihin .....	18
5.3 Pensastumisen mekanismit ja maaperän kosteus .....	20
6 TUTKIMUSALUE.....	24
7 AINEISTO JA MENETELMÄT.....	28
7.1 Tutkimusalojen valinta .....	28
7.2 Kasvillisuus- ja maaperäaineisto .....	29
7.3 Kaukokartoitusaineistot .....	30
7.4 Pensas- ja vastemuuttujien laskenta.....	34
7.5 Aineiston parittaisuuden ja spatiaalisen autokorrelaation tarkastelu .....	36
7.6 Analyysi ja mallinnus .....	37
8 TULOKSET .....	39
8.1 Aineiston parittaisuus .....	40

8.2 Maaperän lämpötila .....	42
8.3 Maaperän kosteus .....	45
8.4 Kasvillisuuden havaitut muutokset .....	50
9 KESKUSTELU .....	52
10 JOHTOPÄÄTÖKSET .....	57
11 KIITOKSET .....	59
12 KIRJALLISUUS .....	60
LIITTEET .....	69

## 1 JOHDANTO

Viimeaikaisen ilmaston lämpenemisen seurauksena arktisiin ja alpiinisiin ekosysteemeihin on kohdistunut huomattava paine sopeutua muuttuviin olosuhteisiin. Lämpenemisellä on todettu olevan laaja-alaiset vaikutukset aina ikiroudan sulamisesta ravinteiden kierron ja kasvillisuuden muutoksiin. (Sturm *et al.*, 2000.) Kasvillisuuden merkittävin vaste ilmaston lämpenemiselle on voimakas ikivihreiden pensasmaisten kasvien levinneisyysalueen kasvu (Liston *et al.*, 2002). Pensasmaisten kasvien määrä on paikoitellen kaksinkertaistunut arktisilla alueilla viimeisen 50 vuoden aikana (Sturm *et al.*, 2000), ja määrän ennustetaan lisääntyvän 52 % vuoteen 2050 mennessä (Pearson *et al.*, 2013). Pensastumista kontrolloivia tekijöitä on tutkittu laajasti (Martin *et al.*, 2017), mutta ilmastomuutoksen seurausten ennustamisessa keskeisten pensastumisen vuorovaikutusten tuntemuksessa on vielä keskeisiä puutteita.

Pensastuminen on globaali useissa biomeissa tutkittu ilmiö, jolla on voimakas ekosysteemien dynamiikkaa muuttava vaikutus (Myers-Smith & Hik 2011; Myers-Smith *et al.*, 2013; Mod & Luoto 2016). Pensaiden on ennustettu muuttavan merkittävästi arktista ekosysteemiä aina kasvillisuuden lajiyhteisön rakenteesta (Mod & Luoto, 2016) hiilen kiertoon ja ikiroudan sulamiseen (Blok *et al.*, 2010) etenkin kasvillisuuden ja abioottisten ympäristömuuttujien vuorovaikutusten seurauksena (Sturm *et al.*, 2000; Myers-Smith *et al.*, 2011). Arktinen alue on merkittävä hiilinielu ja se varastoi 20-30 % kaikesta maaperän sitomasta hiilestä (McGuire *et al.*, 2009), ja pensaiden esitetään vaikuttavan kiertoon maaperän lämpötilan kautta (Cahoon *et al.*, 2012). Ekosysteemin eri rajapinnoilla tapahtuvien yhteisvaikutusten vuoksi pensastumisen ymmärtäminen on tärkeää arktisen alueen muutosten vaikutusten arvioinnissa ja ennustamisessa (Pearson *et al.*, 2013). Pensastumisen aiheuttamat muutokset voivat laajassa tarkastelussa edistää ilmaston lämpenemisen aiheuttamaa muutospainetta arktisissa ekosysteemeissä, mutta paikallisesti myös kumota ilmaston lämpenemisen vaikutuksia (Cahoon *et al.*, 2012; Mod *et al.*, 2014; 2016).

Viileissä ilmastoissa pensastumista ja muuta kasvillisuutta kontrolloivia keskeisiä ympäristömuuttujia ovat ilman lämpötilan lisäksi esimerkiksi maaperän kosteus ja -lämpötila (Asbjornsen *et al.*, 2011; le Roux *et al.*, 2013a; le Roux *et al.*, 2013b). Vuorovaikutussuhde on kaksisuuntainen, sillä myös kasvillisuudella on suuri merkitys veden kiertoon ja muihin abioottisiin tekijöihin (Asbjornsen *et al.*, 2011). Maaperän kosteuden merkityksen aliarvioinnin seurauksena

sekä sille tyypillisen hienomittakaavaisen vaihtelun ja laajojen kenttämittausten tarpeen vuoksi maaperän kosteutta ei ole juurikaan huomioitu pensastumisen tutkimuksessa (Mayer-Smith 2011). Pensastumisen suhdetta maaperän kosteuteen on tutkittu vähän, ja tulokset ovat olleet ristiriitaisia (esim. DeMarco *et al.*, 2011; Cahoon *et al.*, 2012; Myers-Smith & Hik, 2013; He, 2014). Pensaiden vaikutusta maaperän kosteuteen sekä lämpötilaan on tutkittu aikaisemmin suhteellisen pienellä otannalla ( $n = 48 - 128$ ) ja eikä tutkimusasetelmissa ole katettu laajoja ympäristögradientteja.

Pensastumisen vaikutus maaperän lämpötilaan taas vaihtelee vuodenajasta riippuen ja vaikutus on voimakkainta talvella (Mayer-Smith 2013). Lämpötilavaikutusta on tutkittu pääasiassa korkeilla pensailla ja tutkimuksessa on painottunut talvilämpötilojen vaikutus muuhun ekosysteemiin (Myers-Smith *et al.*, 2011). Maaperän lämpötilalla ja kosteudella on vuorovaikutussuhde, ja muuttujat voivat vaihdella lyhyilläkin etäisyyksillä, minkä seurauksena molempien yhteisvaikutus tulisi kontrolloida ennustettaessa lämpenemisen aiheuttamia muutoksia ja seurauksia kasvukaudella (le Roux *et al.*, 2013b). Pensastumisella on asymmetrinen vaikutus kasvillisuuteen riippuen paikallisista abioottisista ympäristötekijöistä (Mod & Luoto 2016), kuten topografiasta.

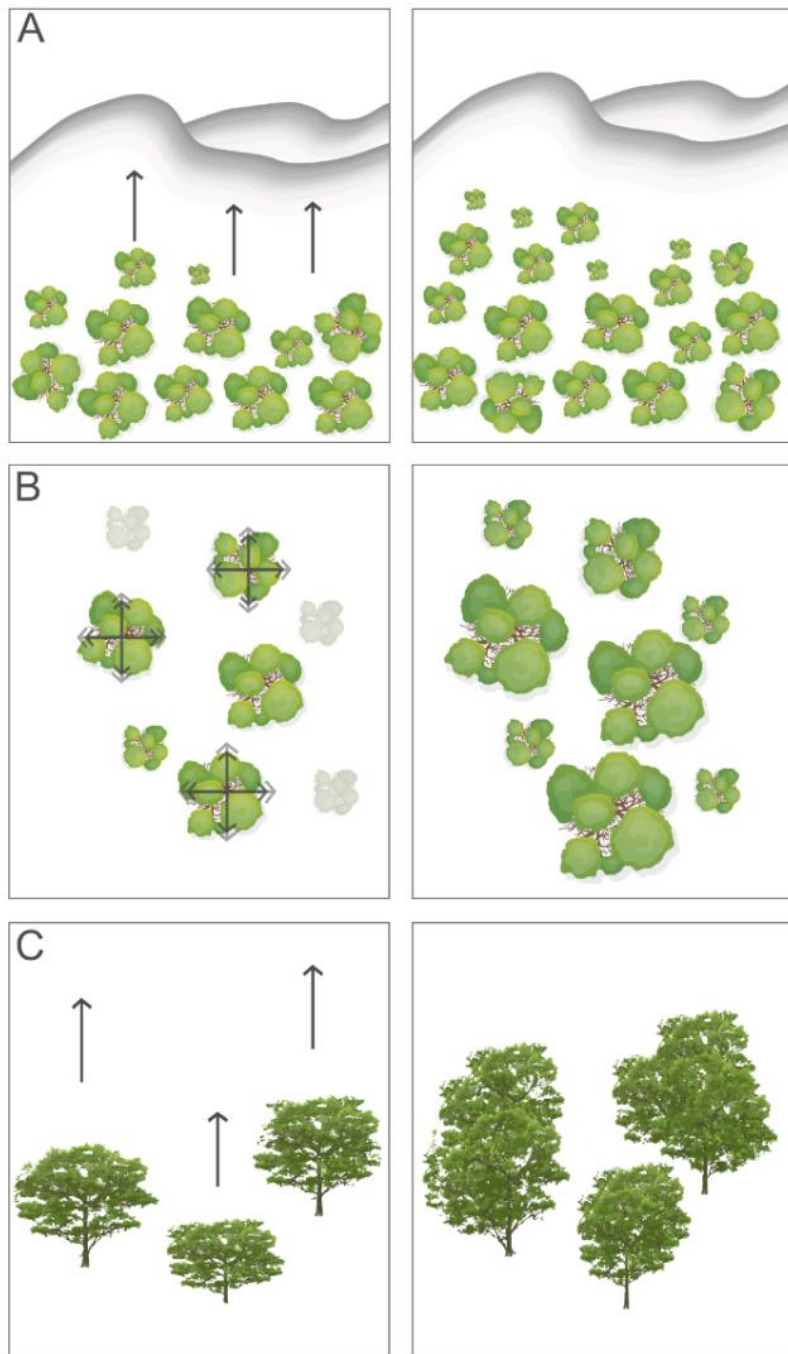
Tutkielmassa tarkastellaan, (1) miten vuoristaisen tundran pensastuminen vaikuttaa maaperän kosteus- ja lämpötilaloihin maisematasolla, sekä (2) miten pensastuminen vaikuttaa ympäröivään kasvillisuuteen. Tutkimusalueella pensaat vaihettuvat maanmyötäisistä varvuista pystyihin pensaisiin mahdollistaen eri kasvumuotojen tarkastelun yhtenäisenä kokonaisuutena. Tutkimusalue kattaa maisematasolla eri ympäristögradientteja ja tutkimusasetelma koostuu parittaisista tutkimusruuduista, joiden avulla vertaillaan pensastundran ja pensaattoman tundran eroja. Hypoteesin mukaan pensaiden aiheuttamat erot ovat niin selkeitä, että ne näkyvät tilastollisessa erojen vertailussa ja parittaisuus takaa pensaiden keskimääräisen itsenäisen efektin ilmentymisen. Matalien pensaiden vaikutusta ei ole aikaisemmin tutkittu yhtä kattavalla aineistolla eikä mesotopografisesti yhtä vaihtelevassa ympäristössä. Topografia-aineiston tuottamiseen käytettiin todella hienoresoluutioista LiDAR (*Light Detection and Ranging*) -aineistoa (Kemppinen *et al.* 2018) ja kerätystä kenttäaineistosta havaittiin huomattavia eroja pensas- ja avoimen tundran välillä. Pensaspeittoa ja biomassaa pystytään arvioimaan etenkin aktiivisen kaukokartoituksen avulla kustannustehokkaasti (Greaves *et al.*, 2015). Pensaiden vaikutusten tutkimus voi siten mahdollistaa tarkempia ennusteita ilmaston lämpenemisen aiheuttamista muista muutoksista laajoilla maantieteellisillä alueilla.

## 2 ARKTISEN ALUEEN PENSASTUMINEN

Arktis-alpiinisen vuoristotundran pensastumisella (*shrubification*) tarkoitetaan puuvartisten pensasmaisesti kasvavien lajien, kuten *Betula nana* (vaivaiskoivu), *Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii* (tunturikoivu) ja *Juniperus communis* ssp. *nana* (lapinkataja) osuuden lisääntymistä kasviyhteisössä. Pensastumista tarkasteltaessa huomioidaan lajien levinneisyysalueen kasvu, puuvartisten lajien biomassan lisääntyminen sekä pensaiden korkeuden ja peittävyyskasvu (Kuva 1). (Myers-Smith *et al.*, 2011.) Pensastumista voidaan käsitellä myös laajemmassa kontekstissa arktisen alueen vihertymisenä (Pearson *et al.*, 2013). Arktisen alueen vihertymisessä huomioidaan korkeiden pensaiden lisäksi monivuotiset puuvartiset pensasmaisen kasvutavan omaavat varvut, kuten variksenmarja (*Empetrum nigrum*, jatkossa *Empetrum*), mustikka (*Vaccinium myrtillus*), liekovarpio (*Cassiope tetragona*) ja kurjenkanerva (*Phyllodoce caerulea*). Pensaat jaetaan koon perusteella korkeisiin pensaisiin (0,4 – 4,0m), pystyihin varpuihin (0,1 – 0,4 m) ja lateraalisen eli maanmyötäisen kasvutavan (*prostrate*) varpuihin (<0,1 m). (Walker *et al.*, 2005; Myers-Smith *et al.*, 2011.) Tässä tutkielmassa tarkastellaan vuoristotundran pensaita ja pensasmaisesti kasvavia varpuja yhtenä luokkana (jatkossa pensas) (Paradis *et al.*, 2016).

Pensasmaisten kasvien määrän on havaittu kaksinkertaistuneen Alaskassa 50 vuoden aikana ja sittemmin ilmiötä on havaittu laajasti ympäri arktista aluetta hyödyntämällä kaukokartoitusmenetelmiä, kuvavertailua, kokeellisia tutkimuksia ja dendrokronologiaa (esim.. Sturm *et al.*, 2000; Walker *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2017). Pensasraja ei ole kaikkialla edennyt korkeammalle tai pohjoisemmas, vaan osittain pensastuminen on ilmennyt myös nopeana peittävyyskasvuna korkeusgradientin keskivaiheilla (Vuorinen *et al.*, 2017). Paleologisissa tutkimuksissa on löydetty historiallinen pensastumisjakso Holoseenin aikana Beringin alueella ja Alaskassa, jolloin *Betula*-suvun lajit levisivät nopeasti ruohovartisten lajien dominoimalla tundralla (Naito & Cairns, 2011). Maailmanlaajuisesti pensastumista on havaittu myös muissa biomeissa kuten savanneilla, aroilla ja puoliaavikoilla. Kuivissa subtrooppisissa ekosysteemeissä pensastumisen ekosysteemivaikutukset tunnetaan arktista aluetta paremmin ja tutkimuksissa on käsitelty etenkin pensaiden latvuksen vaikutusta maaperän kosteuteen. (Svoray *et al.*, 2007.)

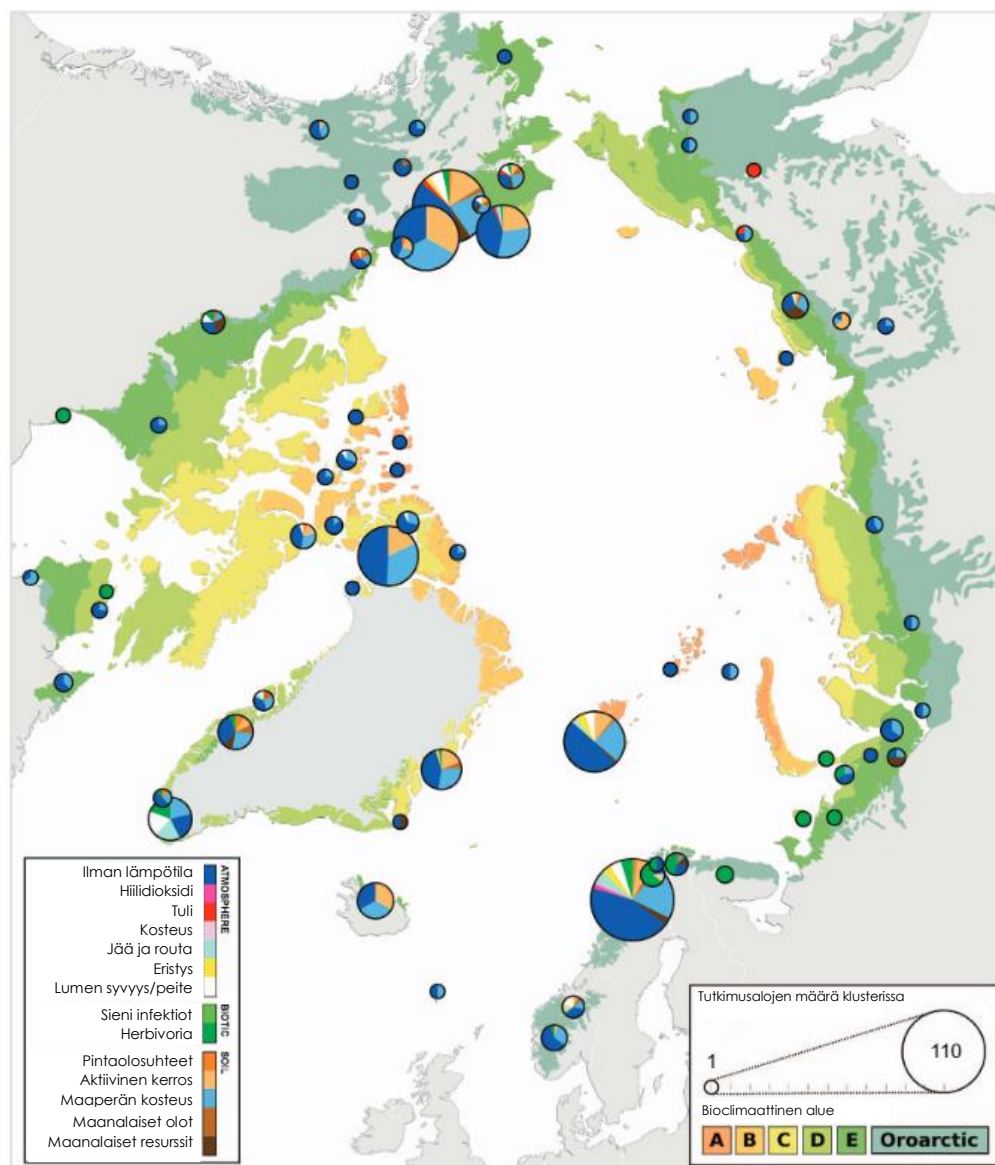




Kuva 1 Pensastuminen käsittää pensaiden leviämisen uusille alueille pääasiallisesti pohjoisemmaksi tai ylemmäs rinteille (A), pensaiden peittävyuden ja laajuuskasvun lisääntymisen sekä olemassa olevan kasvuston yksilömäärän kasvun (B). Lisäksi pensastumisessa huomioidaan pensaiden lisääntynyt korkeuskasvu (C) (kuva on kirjoittajan laatima mukaillen: Myers-Smith et al., 2011).

## 2.1 Pensastumista määrittävät muuttujat

Arktis-alpiinisella alueella kasvillisuuden keskeinen vaste ilmaston lämpenemiselle on pensaiden ja varpujen voimakas alueellinen leviäminen (Liston *et al.*, 2002). Pensaat muokkaavat elinympäristöään, mikä edistää niiden mahdollisuutta selvitä uusilla levinneisyysalueilla (Sturm *et al.*, 2005), ja pensastumista kontrolloitavia tekijöitä on tutkittu kohtuullisen paljon (Martin *et al.*, 2017).

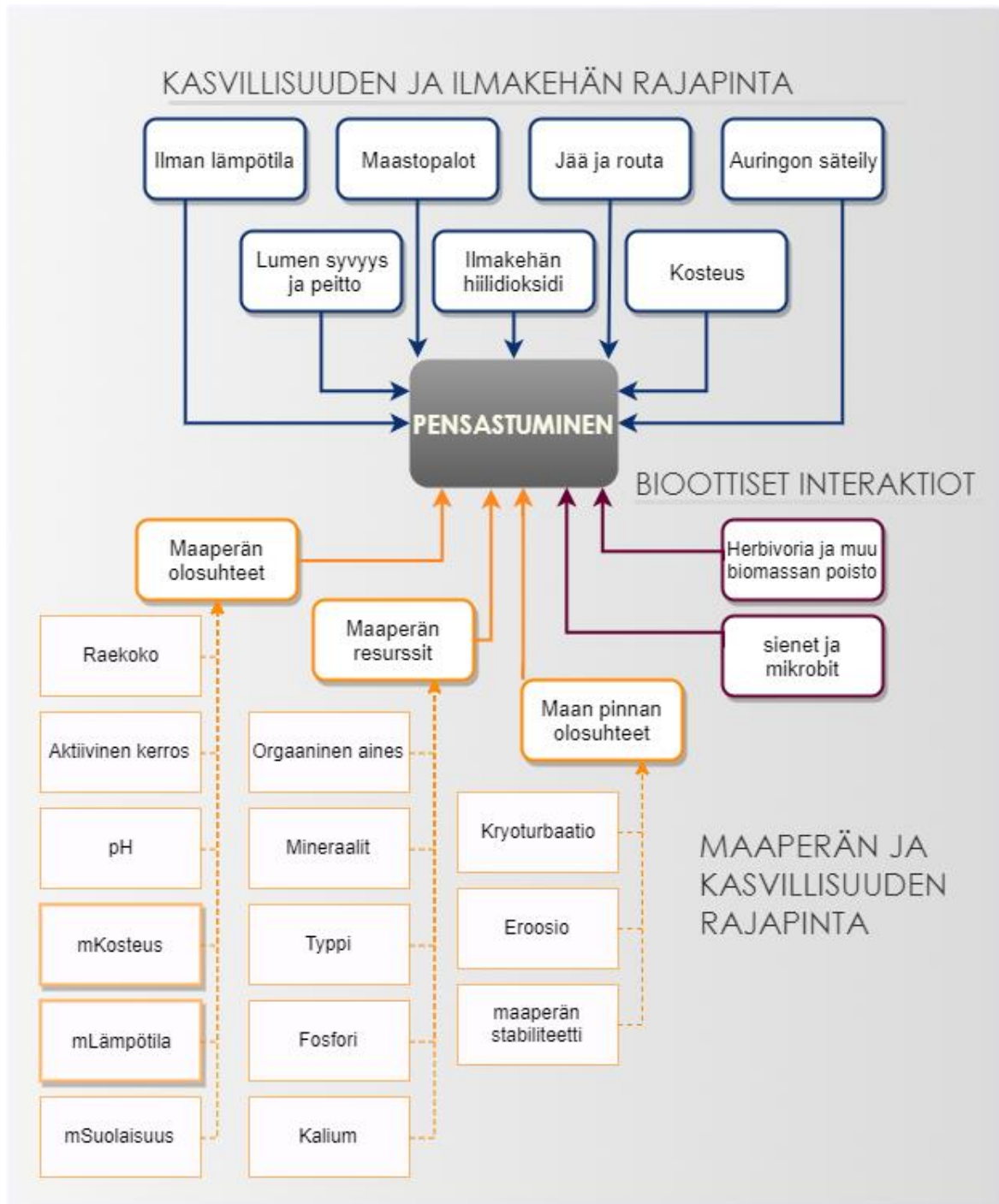


Kuva 2. Pensastumista on tutkittu lähes koko arktisella alueella ja sääteleviä ympäristömuuttujia on tutkittu laajasti. Tutkituimpia pensastumista kontrolloivia tekijöitä ovat ilman lämpötila ja maaperän kosteus (Martin *et al.*, 2017).

Tutkimus on keskittynyt ilman lämpötilaan, lumipeitteeseen ja herbivoriaan. Maaperän vaikutusta pensastumiseen on tutkittu erityisesti aktiivisen kerroksen ja maaperän kosteuden näkökulmasta (Kuva 2). (Martin *et al.*, 2017.) Pensastumiseen vaikuttavia suoria ympäristömuuttujia on tunnistettu 23 (Kuva 3). Suorien muuttujien tarkastelulla pyritään yksinkertaistamaan ekosysteemin vuorovaikutussuhteiden verkkoa. Suorat muuttujat jaettan vaikuttavan rajapinnan mukaan kasvillisuus–ilmakehä vuorovaikutukseen, bioottisiin interaktioihin ja maaperämuuttujiin (Martin *et al.*, 2017). Bioottisiin interaktioihin voidaan lukea kasvien välinen kilpailu eli horisontaaliset interaktiot ja herbivorien laidunnus eli vertikaaliset interaktiot. Tässä tutkielmassa bioottisilla interaktioilla viitataan seuraavissa kappaleissa horisontaalisiin interaktioihin niiden suuremman merkityksen vuoksi kylmissä ilmastoissa. (le Roux *et al.*, 2013b.)

Ilmaston lämpenemiseen liittyvät lumipeitteen ja kasvukauden pituuden muutokset ovat keskeisiä tekijöitä pensastumisen etenemisessä (Sturm *et al.*, 2005; Martin *et al.*, 2017). Lämpötila lisää pensaiden (ja muiden kasvien) kasvua joko suoraan muuttamalla ympäristön fysikaalisia prosesseja tai epäsuorasti lisääntyneen mikrobien tuottavuuden kasvattaessa maaperässä saatavilla olevien ravinteiden määrää (Chapin, 1983). Sekä ikivihreiden että lehdet pudottavien varpujen on havaittu olevan herkkiä etenkin alkukasvukauden lämpötilalle huolimatta erilaisesta ekologiasta. Lajit reagoivat lämpötilan muutoksiin eri tavoin ja yksittäisen lajin reaktiot saattavat vaihdella eri ilmastoalueilla. (Krab *et al.*, 2018.) Toisaalta Tape *et al.* (2012) mukaan lämpötila on merkittävä pensasiin vaikuttava muuttuja vain alueilla, joilla pensaskasvusto leviää voimakkaasti ja stabiileissa pensasyhteisöissä lämpötilan merkitys on vähäisempi. Viimeaikaisessa tutkimuksessa lämpötilan merkitystä subarktisella tundralla on myös kyseenalaistettu ja typen on esitetty olevan lämpötilaa merkittävämpi muuttuja (Weijers *et al.*, 2018).

Täyskasvuiset pensasyhteisöt eivät ole herkkiä lämpötilan vaihtelulle (Tape *et al.*, 2012), minkä takia keskeisiä pensastumista rajoittavia tekijöitä ovat interspesifinen kilpailu eli kasviyhteisössä esiintyvien eri lajien yksilöiden välinen kilpailu ja maaperän kosteusoloihin liittyvät tekijät (Tape *et al.*, 2012). Pensaat ovat usein kasvien välisessä kilpailussa dominoiva osapuoli niiden monivuotisuuden, suuremman koon ja latvuspeiton vuoksi, mikä on edesauttanut

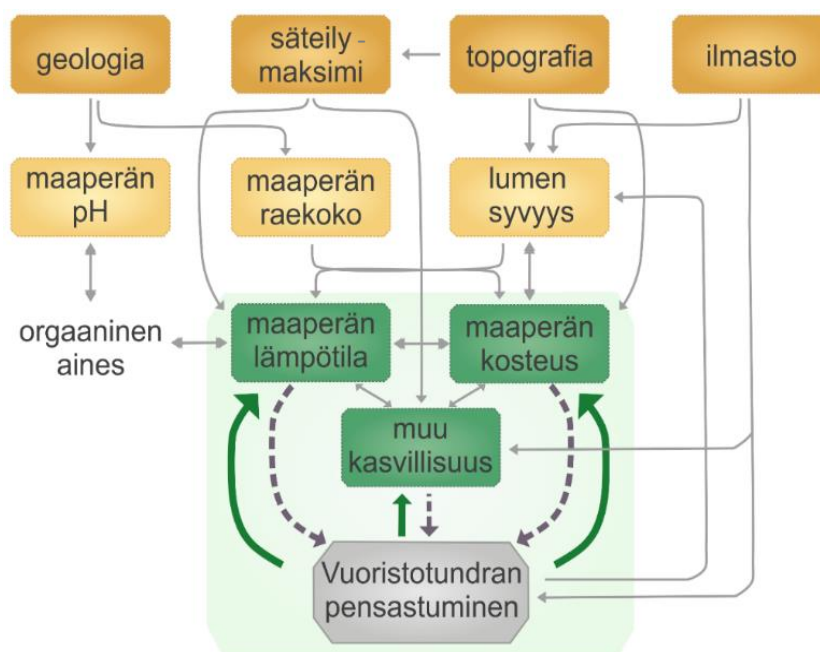


Kuva 3. Pensastumista kontrolloivat proksimaaliset ympäristömuuttujat luokiteltuna vuorovaikutuksen rajapinnan mukaisesti ilmakehän ja kasvillisuuden vuorovaikutuksiin, bioottisiin interaktioihin ja maaperän vuorovaikutukseen. Bioottisissa interaktioissa muu biomassan poisto viittaa muuhun kuin laidunnuksen aiheuttamaan biomassan vähenemiseen esimerkiksi tallautumisen seurauksena. Bioottisissa interaktioissa ei pensastumien tutkimuksessa kuitenkaan ole huomioitu kasvillisuuden interaktioita kattavasti. Sanojen edessä oleva m-kirjain viitataan maaperään (kuva on kirjoittajan laatima mukaillen: Martin et al., 2017)

pensastumista (Myers-Smith *et al.*, 2015). Merkittävimpänä pensastumista rajoittavana tekijänä pidetään maaperän vettymistä ja soistumista (Zhang *et al.*, 2013; Van Der Kolk *et al.*, 2016). Kosteus vaikuttaa pensasiin negatiivisesti vettyneen maaperän aiheuttamien hapettomien olosuhteiden ja viileämmän maaperän kesälämpötilan vuoksi, jotka hidastavat tasapainotilassa olevien pensaskasvustojen maaperän ravinteiden kiertoa (Tape *et al.*, 2012). On kuitenkin epäselvää, kumoaako talviaikainen pensaiden maaperää lämmittävä vaikutus ja sen seurauksena käynnissä pysyvä hajotustoiminta kesän hidastuneen hajotuksen (Blok *et al.*, 2010). Vettyneessä maassa jään osuus on suuri talvella, mikä heikentää pensaiden kasvua (Tape *et al.*, 2012).

## 2.2 Pensastumisen ekosysteemiä muuttavat mekanismit

Pensailla ja muulla kasvillisuudella on moniulotteinen vuorovaikutussuhde vallitseviin abioottisiin ja bioottisiin muuttujiin (Kuva 4) (Asbjornsen *et al.*, 2011; Paradis *et al.*, 2016). Pensastumisen vaikutukset vaihtelevat huomattavasti hienolla mittakaavalla ja vuodenaikojen välillä johtuen

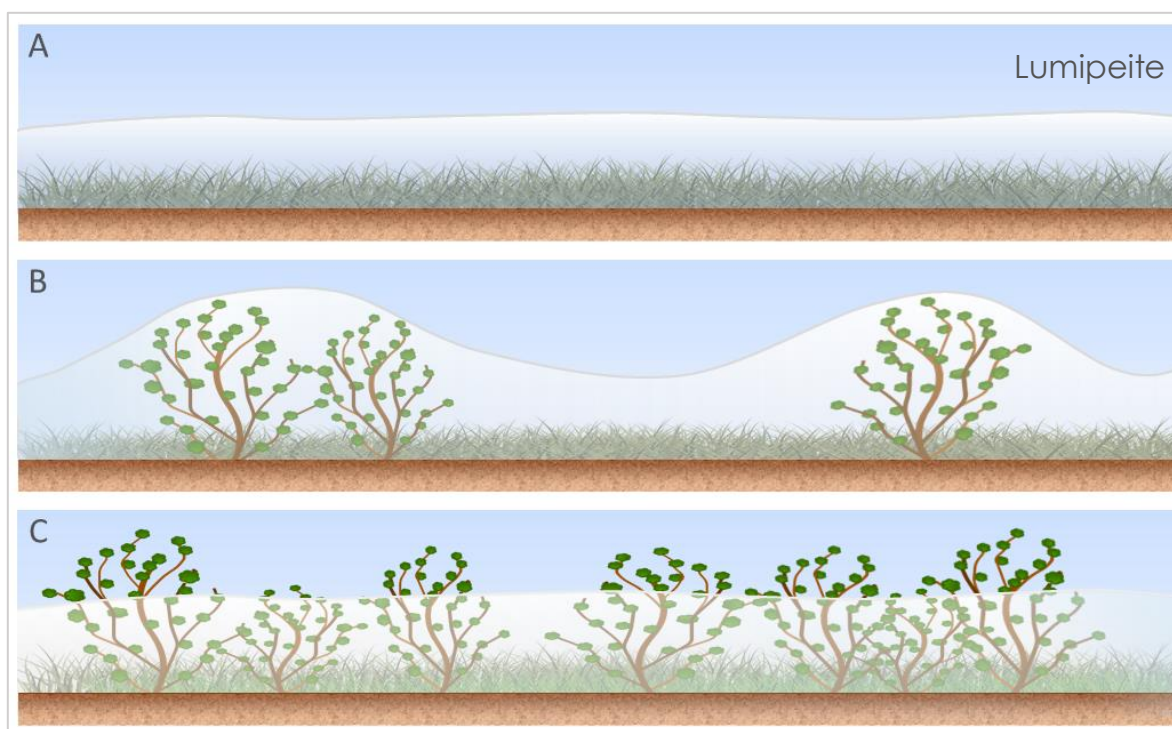


Kuva 4. Yksinkertaistettu esitys vuoristotundran pensastumisen vuorovaikutussuhteiden verkosta arktisalpiinisessa ekosysteemissä. Vihreillä nuolilla kuvataan ensisijaisen tarkastelun kohteena olevaa vuorovaikutuksen suuntaa ja harmailla nuolilla muita vuorovaikutussuhteita. Pensastumisen havaittavat vaikutukset bioottiseen ympäristöön perustuvat monisuuntaiseen vuorovaikutusten ketjuun, missä kasvillisuuteen vaikuttavat bioottiset interaktiot, joiden lopputulosta ohjaa useiden abioottisten ympäristömuuttujien yhteisvaikutus (mukaillen Niittynen 2017, julkaisematon).



kulloinkin dominoivasta pensastumisen ekosysteemiä muuttavasta mekanismista. Talvella keskeisinä mekanismeina toimivat lumipeitteen muutokset ja kesällä pensaiden varjostava vaikutus (Myers-Smith *et al.*, 2011; Paradis *et al.*, 2016) sekä kasvillisuuden bioottiset interaktiot (Mod & Luoto, 2016).

Pensastumisen talvella aiheuttamat lumipeitteen muutokset ovat yksi tutkituimmista ympäristötekijöihin vaikuttavista mekanismeista (esim. Sturm *et al.*, 2001; Liston *et al.*, 2002; Myers-Smith *et al.*, 2011; Winkler *et al.*, 2016) ja tunnetaan lumi-pensas hypoteesina (*snow-shrub hypothesis*) (Demarco, *et al.*, 2014). Sturm *et al.*, (2001) mukaan arktisilla alueilla pensaas lisäävät merkittävästi lumen akkumulaatiota, joka nostaa maaperän lämpötilaa talvella sekä suojaa kasveja tuulelta ja pakkaselta. Kokeellisten tutkimusten mukaan pensaas voivat muuttaa lumen kerrostumista kasaten kohdalleen lunta keskimäärin 14 % korkeammiksi kinoksiksi ja estää lumen levittymisen tuulen mukana. Seurauksena lumen syvyys jakaantuu kaksihuippuisesti eli

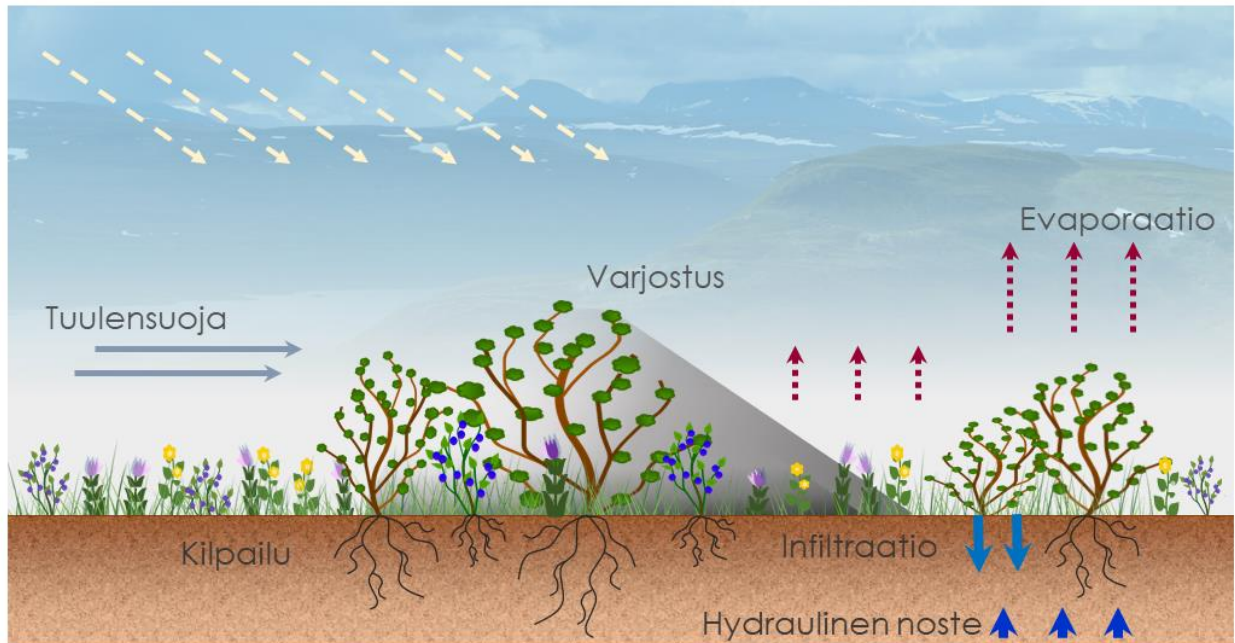


Kuva 5. Avoimella tundralla tuuli kuljettaa ja kasaa sen harjanteiden alle tuulen suojaan, jolloin tasaisen maa-alan lumipeite pysyy matalana. Pensastuminen aiheuttaa lumen kaksihuippuiseen jakautumisen maisemassa tuulen liikuttaman lumen kinostuessa pensaiden kohdalle (B). Pensaspeiton kattaessa laajan alueen kokonaan lumen kerrostuminen tasoittuu lähelle alkuperäistä tilannetta, mutta lumen liikkuminen tuulen mukana on vähäisempää kuin avoimella tundralla ja lumipeite säilyy sityn paksumpana (C) (kuva on kirjoittajan laatima, mukaillen Liston *et al.*, 2002).

bimodaalisesti pensaikkoisen ja avoimen tundran välillä (*Kuva 5*). Pensaiden kokonaan peittämällä alueilla lumi ei tuiskua pois vaan muodostaa tasaisen korkeamman peitteen (Liston *et al.*, 2002).

Kesällä pensaat muuttavat mikroilmastoa varjostamalla maaperää (Myers-Smith *et al.*, 2011). Pensaiden latvuksen vaikutus kesän aikaiseen albedoon on vähäinen (Juszk *et al.*, 2014), mutta sen esitetään silti vaikuttavan energian jakautumiseen latvus-maaperä systeemissä (Bonfils *et al.*, 2012). Pensaiden tiheämpi latvus päästää lävitseen vähemmän säteilyä, mikä esimerkiksi pienentää evaporaatiota eli haihduntaa ja laskee maaperän lämpötilaa vaikuttaen positiivisesti maaperän kosteuteen (*Kuva 6*) (Bonfils *et al.*, 2012). Latvuksen päällinen ilma on hieman lämpimämpää pensaiden kohdalla ja latvuksen lämpötila selittää tehokkaasti esimerkiksi ekosysteemi-respiraatiota (Cahoon *et al.*, 2012). Pensaiden lisäävät merkittävästi hiilen sitoutumista arktiseen maaperään kesällä, mutta talvella lämpimämmän maaperän seurauksena lisääntyneen respiraation on myös todettu pienentävän hiilivarastoja pitkällä aikavälillä (Christiansen *et al.*, 2018; Lynch *et al.*, 2018). Pensastuminen myös kiihdyttää ikeiroudan sulamista (Bonfils *et al.*, 2012).

Pensaiden latvuksen varjostus vaikuttaa myös kasvillisuuteen bioottisten interaktioiden kautta, sillä arktisessa ympäristössä boreaalisilla ja arktisilla lajeilla on erilainen sietokyky valokilpailulle (Myers-Smith *et al.*, 2011; Mod *et al.*, 2014). Lisäksi pensaat muuttavat avoimen tundran lajien kilpailuolosuhteita esimerkiksi allelopaattisella eli kemiallisella kilpailulla (Mod & Luoto, 2016). Kilpailun seurauksena pensastuneiden alueiden kasvillisuus poikkeaa ympäröivästä tundrasta, mikä toimii yhtenä pensastumisen ekosysteemiä muuttavista mekanismeista. Pensaiden ja niiden aluskasvillisuuden transpiraatio eli haihdutus on tehokkaampi kuin avoimella tundralla (Myers-Smith *et al.*, 2011; Liancourt 2012, Aalto *et al.*, 2013). Kasvillisuus muuttaa myös veden pintavaluntaa parantaen infiltraatiota eli pintaveden imeytymistä maaperään (*kuva 6*). Lisäksi pensaiden ja muun kasvillisuuden muodostama karike sekä orgaaninen aines pidättävät vettä maaperässä (Asbjornsen *et al.*, 2011). Pensaiden lehtien karike on hitaammin hajoavaa kuin ruohojen karike ja saattaa siksi edesauttaa orgaanisen aineen kerrostumista. Erityisesti *Betula*-lajien lehtikarike kuitenkin hajoaa maanpinnalla nopeasti, mikä viittaa mahdollisesti kiihtyvään orgaanisen aineen kiertoon pensastumisen edetessä (Blok *et al.*, 2010).



Kuva 6. Yksinkertaistettu esitys pensastumisen ekosysteemiä muuttavista mekanismeista, joita ovat latvuksen varjostus, evaporaatio sekä tuulen suoja. Pensastuminen vaikuttaa lisäksi biotottisiin interaktioihin muuttamalla kilpailuolosuhteita. Lisäksi pensaat ja niiden suojaama kasvillisuus lisäävät infiltraatiota ja muuttavat orgaanisen negromassan koostumusta. Kuivissa oloissa pensaiden juuret saattavat nostaa kosteutta syvemmältä huokoisesta maaperästä hydraulisen nosteen avulla (kuva on kirjoittajan laatima, ks. esim. Myers-Smith et al. 2011; Liancourt 2012; Mod and Luoto, 2016; Paradis et al. 2016).

### 3 PENSASTUMISEN VAIKUTUS KASVILLISUUTEEN

Arktisen tundran ja alpiinisen tundran kasviyhteisöjä luonnehtii sopeutuminen lyhyeen noin 60 – 80 päivää kestäväan kasvukauteen sekä pitkään ja kylmään talveen. Kasvukaudella lämpötila jää usein noin 12 °C, mutta yöttömän yön seurauksena arktinen alue saa huomattavan määrän säteilyä ja matalan, lähes tasakorkuisen kasvillisuuden vuoksi monet arktiset lajit ovat sopeutuneet suureen säteilymäärään. Kasvillisuus on tyypillisesti matalaa lyhyen kasvukauden, voimakkaan tuulen sekä talvella lumen suojan takia. Arktisen ja alpiinisen tundran kasvillisuus koostuu usein ruohoista, pensaista, sammalista, jäkälistä sekä saroista ja heinistä. (Arbogast 2007.) Tundrakasvillisuus on mosaiikkimaista, ja kasviyhteisöjen rakenne vaihtelee lyhyilläkin etäisyyksillä (Mod et al., 2014). Tuntureilla kasvillisuus voidaan jakaa kangaskasvillisuuden avulla ala-, keski- ja yläpaljakkaan (Väre & Partanen 2017).



Viime vuosina kasvillisuuteen vaikuttavien muiden kuin makrotason ilmastollisten muuttujien merkitys on korostunut tutkimuksessa. Makrotasolla etenkin ilmaston mereisyys–mantereisuus ja sen myötä lämpötilan ja sadannan suhde vaikuttavat vallitsevaan kasvillisuuteen. (Virtanen *et al.*, 2006.) Viileissä ilmastoissa keskeisiä kasvillisuutta kontrolloivia suoria ympäristömuuttujia ovat lämpötilan lisäksi maaperän kosteus ja maaperän lämpötila (le Roux *et al.*, 2013a). Ilman lämpötila rajoittaa voimakkaasti arktisen kasvillisuuden kasvua. Ilmaston lämmitessä muutaman asteen muutos voi lisätä huomattavasti kasvukauden aikaista lämpösummaa ja siten pidentämällä kasvukautta aiheuttaa suuriakin muutoksia kasvillisuudessa. (Walker *et al.*, 2005.) Lisäksi kasvupaikkakohtaiset pienilmastolliset tekijät, kuten tuulisuus ja lämpötilan vaihtelu, vaikuttavat kasvillisuuteen luomalla vaihtelua kasvuolosuhteisiin ja siten eri lajeille suotuisia elinympäristöjä. Kasvillisuutta määrittävät myös ravinteiden saatavuus, ravinteiden liukenemiseen vaikuttava pH, bioottiset interaktiot ja maaperän pintakerroksen häiriöt. (esim. Virtanen *et al.*, 2010; le Roux *et al.*, 2013a; b; Mod & Luoto 2016; Väre & Partanen, 2017.) Viileiden ilmastojen lajien on ajateltu olevan herkempiä ympäristötekijöiden muutoksille, mutta kasvien välisen kilpailun ja kasvillisuuden muutosten aiheuttamien abioottisten takaisinkytkentöjen merkitys on viimeaikoina korostunut tutkimuksessa (Pajunen *et al.*, 2011).

### 3.1 Abioottiset mekanismit ja bioottiset interaktiot

Kasvillisuuden on todettu vaikuttavan abioottiseen ympäristöön, minkä vuoksi pensastumisen aiheuttamat takaisinkytkennät tulee huomioida tutkittaessa ilmastonmuutoksen vaikutuksia muulle kasvillisuudelle (Asbjornsen *et al.*, 2011; Aalto *et al.*, 2013, Paradis *et al.*, 2016). Talvella pensaiden kohdalle kerrostuu avointa tundraa paksumpi lumipeite (Kuva 5), joka suojaa talvehtivia kasveja tuulelta ja pakkaselta. Lumen suoja toimii keskeisenä mekanismina pensastumisen aiheuttamassa kasvillisuuden muutoksessa. (Sturm *et al.*, 2001; Liston *et al.*, 2002.) Paksumman lumipeitteen on todettu suojaavan myös muita pensaslajeja (Blok *et al.*, 2015). Pensastumisen kasvukauden mekanismit (Kuva 6) vaikuttavat muuhun kasvillisuuteen pääsääntöisesti kilpailuolosuhteiden muutosten kautta (Mod & Luoto 2016), joten ne käsitellään tässä pitkälti bioottisten interaktioiden näkökulmasta. Pensastuminen lisää lajien välistä kilpailua esimerkiksi tilasta, valosta, kosteudesta ja ravinteista. Toisaalta ne lisäävät myös fasilitaatiota eli pensas

parantaa toisen lajin mahdollisuutta selvitä. Vasteen suuntaan vaikuttavat merkittävästi lajikohtaiset sopeumat (Mod & Luoto 2016).

Pensastumisen varjostava efekti ja muutokset mikroilmastossa muuttavat kasvien elinympäristöä sekä kilpailuolosuhteiden dynamiikkaa (Pajunen *et al.*, 2011). Monet arktiset lajit ovat sopeutuneet suureen säteilymäärään, kun taas boreaaliset lajit kasvavat korkeampina kilpaillen paremmin valosta ja selviävät pensaiden varjossa hyötyen niiden suotuisasta mikroilmastosta (Myers-Smith *et al.*, 2011; Mod *et al.*, 2014). Pensaat myös edistävät ravinteiden akkumulaatiota maaperään, mikä vaikuttaa kasviyhteisöön (Blok *et al.*, 2010. Puuvartisina lajeina pensaat antavat merkittävän suojan tuulelta (Pajunen *et al.*, 2011), joka pitää etenkin harjanteita ja niiden lakia kasvittomina. Kasvillisuuden ja abioottisten tekijöiden aiheuttama mikroilmaston laikuittaisuus saattaa parantaa lajien kykyä selvitä muuttuvissa ympäristöoloissa mikrorefugioiden eli pienten suotuisina säilyneiden kasvialueiden kautta, mutta muuttujien vuorovaikutukset tunnetaan vielä heikosti (le Roux *et al.*, 2013b).

### 3.2 Pensaiden kokonaisvaikutus kasvillisuuteen

Pensaiden on todettu laskevan kokonaislajirunsautta (Pajunen *et al.*, 2011) ja pensaat ovat vallanneet alpiinisissa ympäristöissä etenkin biodiversiteetiltään korkeita niittyalueita (Brandt *et al.*, 2013). Pensastumisen aiheuttamien bioottisten interaktioiden ja etenkin lajien välisen kilpailun dynamiikan muutoksilla on Mod *et al.* (2014) mukaan asymmetrinen eli epäsymmetrinen vaikutus alkuperäiseen kasvillisuuskompositioon eli kasvilajiyhteisön rakenteeseen. Lämpeneminen itsessään muuttaa tundrakasvillisuutta boreaaliseen suuntaan sekä lisää paikallisen sukupuuton riskiä, ja pensastuminen mahdollisesti voimistaa efektiä. Pensastumisen efekti muihin lajeihin vaihtelee suuresti suhteessa muihin ympäristömuuttujiin, joista merkittävin on topografia. Boreaalisten lajien suosimilla alavilla alueilla lajien välinen kilpailu tilasta lisääntyy ja pensasmaiset kasvit laskevat lajirunsautta sekä pienentävät lajien potentiaalista levinneisyyttä. Pensastumisen negatiiviset vaikutukset ovat suurempia arktisille kuin boreaalisille lajeille. Esimerkiksi *Empetrumin* allelopaattisella kilpailulla on negatiivinen vaikutus lajirunsautteen alavilla alueilla ja laaksoissa. (Mod & Luoto, 2016.) Korkealla karuissa oloissa pensaiden varjostava efekti (Myers-Smith *et al.*, 2011) sekä esimerkiksi *Empetrumin* allelopaattisen kilpailun

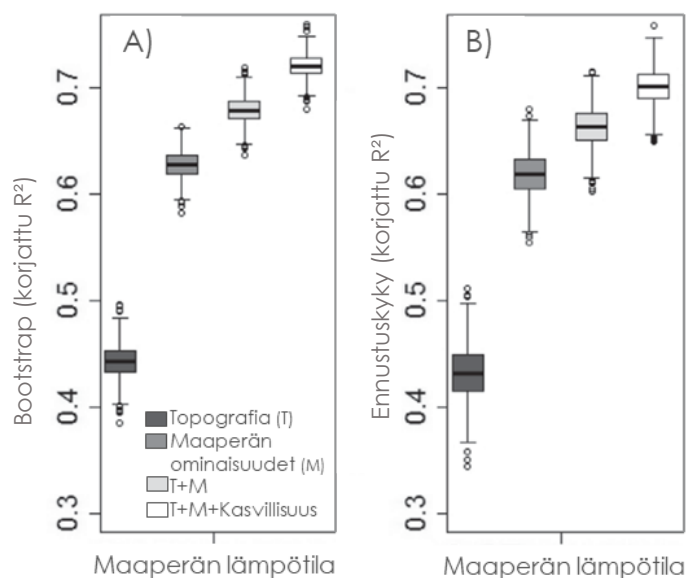
negatiiviset vaikutukset eivät kuitenkaan ylitä talvelta suojaavan lumipeitteen kerrostumisen positiivista vaikutusta ja pensastuminen nostaa lajirunsautta (Mod *et al.*, 2014; Mod & Luoto 2016). Vaikka karuissa oloissa lajirunsaus on korkeampi pensastuneilla alueilla, lajisto vaihtuu arktisista lajeista boreaalisiin ja sammalten määrä lisääntyy (Myers-Smith *et al.*, 2011; Mod *et al.*, 2016).

Koko lajistoa tarkasteltaessa pensaiden volyymilla ja ruohovartisten kasvien peittävyydellä on todettu olevan positiivinen korrelaatio. Heinillä ja pensailla ei ole vuorovaikutussuhdetta tarkasteltaessa koko ryhmää, mutta yksittäiset lajit, kuten tunturivihvilä (*Juncus trifidus*), reagoivat negatiivisesti pensaisiin. Pensaiden volyymillä on negatiivinen korrelaatio myös sammaliin ja jäkäliin. (Pajunen *et al.*, 2011.) Sammalten vähenemisestä on kuitenkin olemassa myös päinvastaisia tuloksia, joissa pensastuneilla aloilla sammalten on todettu korvaavan alkuperäisen jäkäläkasvillisuuden ja toimivan merkittävänä muuttujana maaperän kosteuden ja lämpötilan muutoksissa (esim. Myers-Smith *et al.*, 2011; Paradis *et al.*, 2016). Osa sammalista saattaa kestää pensaiden varjostavaa vaikutusta, mutta lisääntyneen putkilokasvien kilpailupaineen takia kokonaisvaikutus on todennäköisesti negatiivinen. Myös korkeampien pensaiden vaikutuksesta maanmyötäisiin pensaisiin on ristiriitaisia tuloksia. Matalat pensaatsat kärsivät varjostavasta vaikutuksesta, mutta toisaalta hyötyvät mikroilmastollisista muutoksista. (Pajunen *et al.*, 2011.)

Hienolla aluetasolla pensastumisen efekti sekä voimistaa että kumoaa ilmaston lämpenemisen aiheuttamaa muutosta kasviyhteisöön, efektin ollessa voimakkainta matalilla ja korkeilla alueilla (Mod & Luoto, 2016). Pensaiden kasvillisuusvaikutusten on kuitenkin painotettu riippuvan pitkälti tarkasteltavasta lajista ja kasvi – kasvi interaktio määrittää pääasiassa efektin suunnan (Saccone *et al.*, 2017). Muuttuneen kilpailutilanteen vuoksi ei ole yksiselitteistä pitää vuoristotundran lajimäärän kasvua positiivisena efektinä, vaan lisäksi tulisi huomioida lajien harvinaisuus sekä paikallisen ekstinktion eli sukupuuton riski (Niskanen *et al.*, 2017).

#### 4 PENSASTUMISEN JA MAAPERÄN LÄMPÖTILA

Maaperän lämpötila on yksi keskeisistä kasvillisuutta ja maaperän respiraation toimintaa määrittävistä tekijöistä matalaenergisissä systeemeissä eli kylmissä ilmastoissa (Aalto *et al.*, 2013; le Roux *et al.*, 2013b). Maaperän lämpötilaan vaikuttavat topografiset tekijät, kuten korkeus merenpinnasta, rinteiden aspekti ja potentiaalinen säteily. Paikallisina tekijöinä merkittävimpiä ovat maaperän rakenne, joka vaikuttaa lämmön johtavuuteen sekä vallitseva kasvillisuus (Kuva 7). (Aalto *et al.*, 2013.) Maaperän mikroklimaattisten olosuhteiden hienopiirteisetkin muutokset vaikuttavat merkittävästi esimerkiksi hiilen kiertoon: kasvukauden keskellä lämpimässä maaperässä pensaiden ekosysteemirespiraatio kiihtyy ja hiiltä vapautuu kun taas viileässä maaperässä pensaskasvustot toimivat voimakkaana hiilinieluna (Cahoon *et al.*, 2012).



Kuva 7. Maaperän lämpötilaan vaikuttavat huomattavasti topografiset muuttujat, maaperän ominaisuudet ja kasvillisuus (tarkempi kuvaus muuttujaryhmistä ks. Aalto *et al.*, 2013). Sekä mallien selitys- että ennustuskyyssä maaperän ominaisuuksien ja kasvillisuuden lisääminen parantaa mallien suoriutumista. Muuttujaryhmien yhdistetty efekti on topografialla ja maaperän ominaisuuksilla korkeampi kuin yksittäisillä muuttujilla. Kasvillisuuden vaikutus on noin 5 % (Aalto *et al.*, 2013).

Maaperän kosteudella ja lämpötilalla on osoitettu olevan tilastollisesti merkitsevä negatiivinen korrelaatio (Aalto *et al.*, 2013). ja muuttujat vaihtelevat lyhyelläkin etäisyydellä (le Roux *et al.*, 2013a). Maaperän kosteuden ja lämpötilan vuorovaikutuksen mekanismeina toimivat veden ominaislämpökapasiteetti sekä muutokset haihdunnassa. Kosteaa maaperää tasoittaa lämpötilavaihteluita vähentäen lämpötilojen äärevyyttä ja toisaalta lämpimämpi maaperä lisää haihduntaa, mikä edesauttaa maaperän kuivumista ja lämpötilojen äärevyyttä. (Cahoon *et al.*, 2012; Liancourt *et al.*, 2012; Aalto *et al.*, 2013.) Maaperän lämpötilan nousu voi aiheuttaa kasvillisuudelle kosteusstressiä eli kosteusolojen pitkäaikaisen muutoksen aiheuttamaa rasisustilaa. Lisäksi lämpötilan nousu vaikuttaa kasvien kokonaistuottavuuteen sekä lajien väliseen kilpailuun suosimalla kuivuutta kestäviä lajeja (Winkler *et al.*, 2016).

#### 4.1 Pensastumisen todetut vaikutukset maaperän lämpötilaan

Pensaiden vaikutus maaperän lämpötilaan on korkein talvella. Maaperän talvilämpötilan on osoitettu olevan pensastuneissa kohdissa keskimäärin 4-5 °C avointa tundraa lämpimämpi lumen akkumulaation vuoksi (Kuva 5). (Mayer-Smith & Hik 2013.) Maaperän korkeamman talvilämpötilan oletetaan vaikuttavan respiraatioon ja ravinteiden kiertoon lisäämällä maaperäeliöiden toimintaa ja edistään siten pensastumista sekä pensaiden aiheuttamia kasvillisuusmuutoksia (Liston *et al.*, 2002; Sturm *et al.*, 2005; Blok *et al.*, 2015; Paradis *et al.*, 2016).

Kasvukaudella pensaiden latvuspeitteen on osoitettu laskevan maaperän lämpötilaa keskimäärin 1,6 °C astetta avoimeen tundraan verrattuna (Myers-Smith 2011) ja maan pintakerroksen noin 2 °C asteen lämpötila eroista voidaan selittää 38 % puuvartisten kasvien biomassalla (Paradis *et al.*, 2016). Kasvukaudella aktiivisesti leviävien pensaskasvustojen maaperä oli lämpimämpi ja viilentävä vaikutus pienempi kuin tasapainotilassa olevissa kasvustoissa (Tape *et al.*, 2012). Vastaavaa lämpötilavaihtelua kasvustojen välillä ei havaittu talvella. Paradis *et al.* (2016) mukaan pensastumisen vaikutus maaperän lämpötilaan saattaa riippua myös voimakkaasti pensastumisen aiheuttamista sammalpeitteen muutoksista (ks. kpl. 3.2): sammal toimii eristeenä hidastaen lämpötilan nousua kesällä sekä toisaalta eristää maaperää tehokkaasti talvella. Pensaiden kokonaisvaikutukseen voivat myös vaikuttaa muut ympäristömuuttujat. Juszak *et al.*, (2016)

mukaan kosteilla sarakasvien dominoimilla alueilla pensaiden lämpövuoto on noin 58 % pienempi kuin avoimella sarakasvillisuudella. Huolimatta avoimen alan ja pensasalan selkeästi poikkeavasta lämpövuodosta, pensaiden suora vaikutus vaihteli lämpötilaa laskevasta sitä nostavaksi eri vuosien välillä.

## 5 PENSASTUMINEN JA MAAPERÄN KOSTEUS

Maaperän kosteudella tarkoitetaan maaperässä partikkelien välissä olevaa vapaata vettä eli veden volymetristä määrää maaperän pintakerroksessa (American Meteorological society 2018). Viileissä ilmastoissa maaperän kosteus on tärkeä hydrologinen muuttuja, joka vaikuttaa esimerkiksi veden virtaamaan, respiraatioon ja kasvien biologiseen tuotantoon (Williams *et al.*, 2009; le Roux *et al.*, 2013b). Maaperän kosteutta pidetään merkittävänä ympäristömuuttujana, koska sillä on selkeä vaikutus ekosysteemiin ja se indikoi abioottisten sekä bioottisten tekijöiden yhteisvaikutusta veden jakautumisessa ekosysteemissä (Liancourt *et al.*, 2012, Kemppinen *et al.*, 2018). Maaperän kosteuden ja kasvillisuuden vuorovaikutus on kaksisuuntainen ja kasvillisuudella on suuri merkitys veden kierrossa (Asbjornsen *et al.*, 2011).

Pensastumisen on osoitettu vaikuttavan keskeisiin ekosysteemimuuttujiin, kuten maaperän lämpötilaan ja mahdollisesti myös maaperän kosteuteen. Muuttujat ovat myös merkittäviä pensastumista määrittäviä tekijöitä eli vuorovaikutus on kaksisuuntainen. (Martin *et al.*, 2017.) Koska maaperän kosteus vaikuttaa huomattavasti kasvien lajiyhteisöjen rakenteeseen (le Roux *et al.*, 2013a), voi pensastumisella olla maaperän kosteuden kautta monimutkainen vuorovaikutus mikroilmastoon ja bioottisiin interaktioihin hienolla spatiaalisella mittakaavalla. Ilmaston lämmetessä muutokset maaperän kosteudessa voivat joko parantaa kasvien tuottavuutta tai laskea sitä riippuen muista paikallisista ympäristömuuttujista (Aalto *et al.*, 2013). Maaperän kosteutta ja sen vuorovaikutussuhteita kasvillisuuteen, ravinteiden kiertoon ja maaperän mikrobitoimintaan on tutkittu eri ilmasto- ja kasvillisuusvyöhykkeillä (Piao *et al.*, 2014).

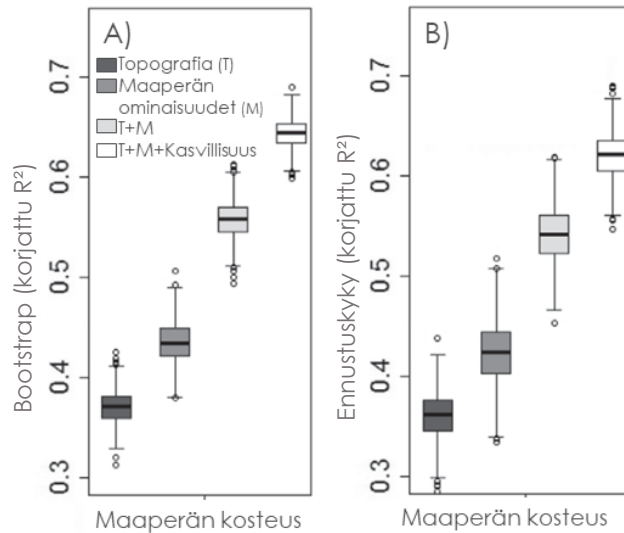
### 5.1 Maaperän kosteutta määrittävät muuttujat

Karkealla mittakaavatasolla maaperän kosteutta määrittävät ilmastolliset muuttujat, kuten mereisyys ja mantereisuus sekä ilmastoalue (Williams *et al.*, 2009). Paikallisella tasolla määrittäviä tekijöitä ovat sekä staattiset muuttujat että dynaamiset muuttujat (Kuva 8) (Aalto *et al.*, 2013.) Staattisiin muuttujiin kuuluvat lyhyellä aikavälillä suhteellisen muuttumattomana pysyvät tekijät, kuten maaperän fysikaaliset ominaisuudet ja topografiset muuttujat: esimerkiksi aspekti, mesotopografia ja korkeus merenpinnasta kontrolloivat veden valuntaa ja jakautumista maisemassa. Dynaamiset muuttujat puolestaan vaihtelevat lyhyellä aikavälillä, kuten esimerkiksi sadanta ja kasvillisuus. Etenkin kasvillisuuden vaikutus sekä vähentää maaperän kosteutta haihdunnan kautta että lisää sitä säilyttämällä maaperässä tasaisemman kosteuden. (le Roux *et al.*, 2013a; Piao *et al.*, 2014.)

Maaperän kosteus on ainakin joidenkin vuosien aikavälillä alueellisella tasolla vakaa, mutta vaihtelee voimakkaasti lyhyillä etäisyyksillä suhteessa moniin eri ympäristömuuttujiin muodostaen mosaiikkimaisia mikrohabitaatteja eli pieniä toisistaan poikkeavia elinympäristöjä (Aalto *et al.*, 2013; le Roux *et al.*, 2013a; Piao *et al.*, 2014; Winkler *et al.*, 2016). Vuoristotundralla maaperän kosteuden on todettu olevan kasvukaudella hydrologisista muuttujista selkeimmässä yhteydessä kasvien kasvuun ja levinneisyyteen (Weltzin *et al.*, 2003; le Roux *et al.*, 2013a; Piao *et al.*, 2014). Maaperän kosteuden ja lämpötilan yhteisvaikutuksen on esitetty määrittävän alpiinisen kasvillisuuden tuottavuuden vasteen. Ilmaston lämpenemisen ennustetaan muuttavan maaperän kosteuden ajallista ja alueellista jakaumaa etenkin mantereisilla alueilla, missä maaperän kosteus riippuu voimakkaasti sulamisvesistä ja kesän sateisuudesta. (Winkler *et al.*, 2016.)

### 5.2 Pensastumisen vaikutus maaperän kosteusoloihin

Pensastumisen havaittu vaikutus maaperän kosteuteen arktisella alueella saattaa olla kuivattava (taulukko 1). Tuloksien mukaan ei kuitenkaan ole havaittu selkeää negatiivista vuorovaikutussuhdetta, joka olisi toistunut tutkimuksissa tai vuositasojen välillä. Vaikka



Kuva 8. Maaperän kosteutta mallinnettaessa topografiset muuttujat (T) ja maaperän ominaisuudet (M) selittävät itsenäisesti alle 50 % vaihtelusta, mutta niiden yhteisvaikutus ja kasvillisuusmuuttujien lisääminen parantavat sekä mallien selitys- että ennustuskykyä (muokattu Aalto *et al.*, 2013).

yleisnäkemyks on negatiivisen vuorovaikutuksen kannalla, Myers-Smith ja Hik (2011) mukaan vuorovaikutussuhde vaihtelee vuoden ja kasvukauden kulun mukaan. Tutkimuksessa latvuksen poistolla oli myös maaperän kosteutta laskeva vaikutus vuonna 2008. Latvuspoisto ei kuitenkaan ole täysin verrattavissa avoimeen tundraan, sillä pensaat säätelevät maaperän oloja myös kasvillisuuden muutosten sekä juuriston kautta. Alpiinisella alueella tehdyssä He (2014) tutkimuksessa havaittiin kasvukauden mukaan muuttuva suhde ja boreaalisella vyöhykkeellä pensastumisella on havaittu positiivinen vuorovaikutussuhde (taulukko 1). Pensaiden kuivattava vaikutus voi myös olla osin seurausta kosteuden pensaita rajoittavasta vaikutuksesta Zhang *et al.*, 2013; Van Der Kolk *et al.*, 2016), mutta pensaiden on myös osoitettu vaikuttavan maaperän kosteuteen alueilla, joilla kosteus ei rajoita niiden esiintymistä (DeMarco, 2011; Cahoon *et al.*, 2012).



*Taulukko 1. Kirjallisuudessa havaittuja vaikutuksia maaperän kosteuteen. N viittaa tutkimuksen tutkimusalojen määrään ja Re tarkoittaa kyseessä olleen katsausartikkeli, jolloin tutkimusalojen määrä on vaikea todentaa. Pensas  $\Delta$  kosteus -sarakeeseen on koottu artikkelissa tai sen liitteissä todettu pensastumisen vaikutus maaperän kosteuteen.*

#### PENSASTUMISEN VAIKUTUS MAAPERÄN KOSTEUTEEN

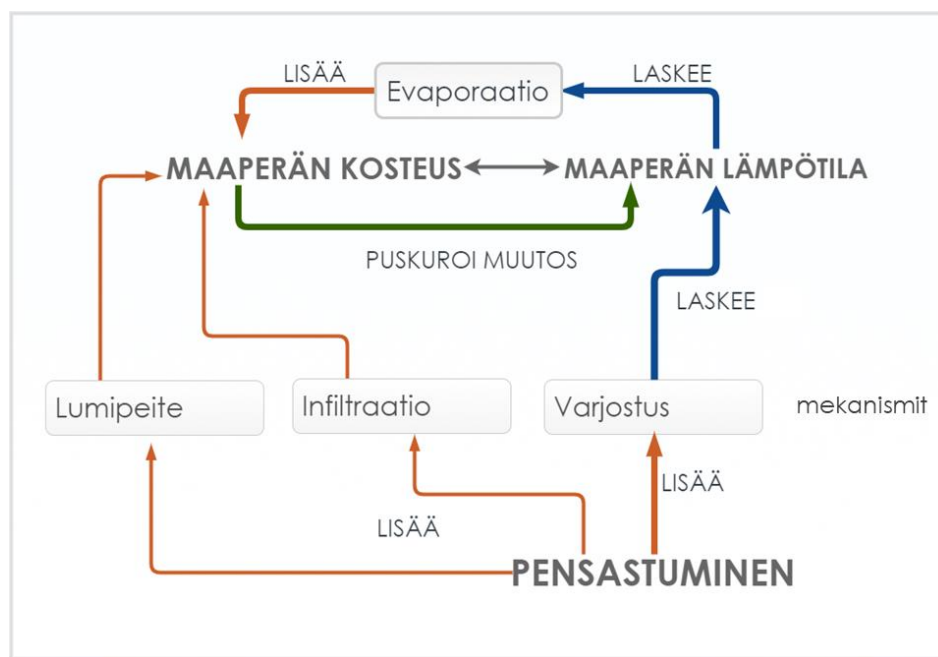
Kirjoittaja	vuosi	alue	N	Pensas $\Delta$ kosteus
Myers-Smith & Hik	2013	arktinen	Re	saattaa kuivata, tulos kuitenkin vaihtelee
Myers-Smith <i>et al.</i> ,	2011	arktinen	48	tilastollisesti merkitsevä ero, ei kantaa suuntaan
Cahoon <i>et al.</i> ,	2012	arktinen	97	noin 31% kuivempi, tilastollisesti merkitsevä
DeMarco	2011	arktinen	6	kuivempi
He	2014	boreaalinen alpiininen	128	Kevät ja syksy kuivempi, kesä 6 % kosteampi
Eugster <i>et al.</i> ,	2000	boreaalinen	Re	positiivinen korrelaatio

### 5.3 Pensastumisen mekanismit ja maaperän kosteus

Arktisilla alueilla kasvukauden alun maaperän kosteus korreloi loppukesän kosteuden kanssa kosteuden vähetessä syksyä kohden (le Roux *et al.*, 2013a). Korrelaation vuoksi lumen sulavesien määrän oletetaan lisäävän maaperän kosteutta etenkin kasvukauden alussa (Sturm *et al.*, 2001; Williams *et al.*, 2009; le Roux *et al.*, 2013a). Pensaat muuttavat lumen jakautumista maisemassa (Kuva 5) ja lumen kasautumisen muutoksilla on todettu olevan vaikutus maaperän kosteuteen. Kokeellisessa asetelmassa maaperän kosteuden on osoitettu nousevan 5-10 % korkeammaksi kolattujen lumikinosten kohdalla kosteuserojen kuitenkin tasaantuessa kasvukauden loppua kohden. (Blok *et al.*, 2015.) Kolattujen kinosten tutkimuksessa ei otettu huomioon pensaiden kasvukauden vaikutusta maaperän kosteuteen. Korkeampien kinosten kohdalla sublimoituvan

lumen määrä laskee noin 20 % eli suurempi osuus lumesta sulaa vedeksi (Liston *et al.*, 2002). Lumipeite myös vaikuttaa kasvillisuuteen ja maaperän lämpötilaan, joiden muutokset vaikuttavat myös maaperän kosteuteen (Pajusen *et al.*, 2011; Mayer-Smith & Hik 2013).

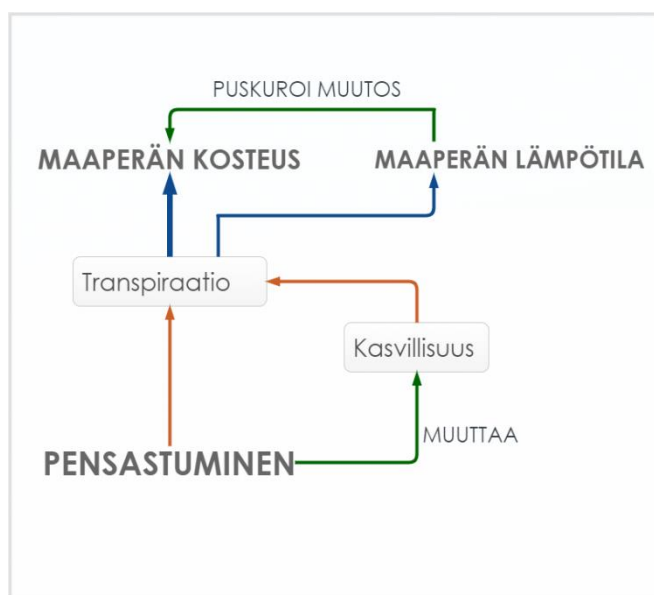
Kasvukaudella osa pensastumisen mekanismeista lisää ja osa vähentää maaperän kosteutta efektin vaihdellessa hienolla mittakaavalla alueellisesti ja ajallisesti. Ristiriitainen vaikutus maaperän kosteuteen on seurausta pensaiden latvuksen varjostavasta vaikutuksesta ja toisaalta lisääntyneestä transpiraatiosta eli kasvien kautta tapahtuvasta haihdunnasta. (DeMarco 2011; Myers-Smith & Hik 2013; He 2014.) Kasvillisuus on Asbjornsen *et al.* (2011) mukaan veden kierron ja maaperän kosteuden kannalta merkittävä muuttuja ja pensailta on suoria positiivisia vaikutuksia maaperän kosteuteen verrattuna paljaaseen maahan (Kuva 9). Kasvillisuus muuttaa veden pintavaluntaa parantaen infiltraatiota sekä varjostamalla maaperää vähentäen evaporaatiota.



Kuva 9. Maaperän kosteutta nostavat pensastumisen mekanismit. Infiltraatio ja lumipeite lisäävät maaperän kosteutta suoraan. Sen sijaan varjostus vaikuttaa pääasiallisesti laskemalla maaperän lämpötilaa, jolla taas on takaisinkytkenä maaperän kosteuteen evaporaation eli haihdunnan kautta. Toisaalta korkeampi maaperän kosteus hidastaa maaperän lämpötilan muutoksia. Oransseilla nuolilla on kuvattu positiivinen vuorovaikutussuhde mekanismien ja muuttujien välillä. Sinisellä on kuvattu negatiivinen vuorovaikutussuhde. Nuolten paksuus esittää eri mekanismin korrelaation oletettua voimakkuutta. Harmaat nuolet kuvaavat vuorovaikutussuhdetta, jonka suunta riippuu voimakkaasti muista taustatekijöistä, kuten topografisista muuttujista. (kuva on kirjoittajan laatima).

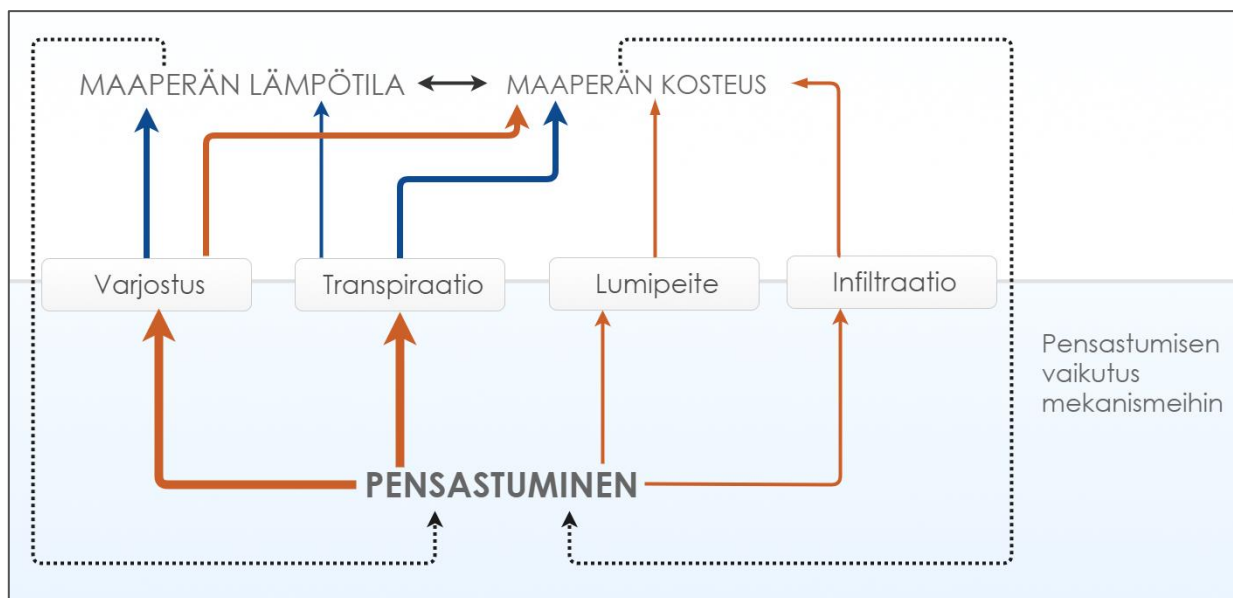
Pensaiden muodostama karike auttaa pidättämään vettä pintamaassa. (Asbjornsen *et al.*, 2011.) Kuivissa ilmastoissa on myös todettu pensaiden ruohovartista kasvillisuutta syvempien juurten lisäävän maaperän pintakerroksen kosteutta mahdollisesti hydraulisen nosteen avulla (Caldwell *et al.*, 1998).

Merkittävimpana pensaiden maaperän kosteutta vähentävänä mekanismi pidetään pensaiden ja niiden alla aluskasvillisuuden avointa tundraa tehokkaampaa transpiraatiota (Kuva 10) (Myers-Smith *et al.*, 2011; Cahoon *et al.*, 2012; Liancourt 2012; Aalto *et al.*, 2013). Pensaiden varjostavan vaikutuksen on osoitettu lisäävän sammalten määrää ja pensaiden alaisen sammalpeitteen on osoitettu toimivan maaperän kosteutta vähentävänä tekijänä (Bueno *et al.*, 2016; Paradis *et al.*, 2016). Maaperän lämpötila vaikuttaa kosteuden ja lämpötilan interaktion kautta myös pensaiden aiheuttamaan efektiin (ks. kpl. 4). Pensaat laskevat maaperän lämpötilaa ja esimerkiksi viileiden pensasalueiden maaperän on hieman kosteampi kuin lämpimien pensasalojen maaperän, mutta ero on vähäinen (Cahoon *et al.*, 2012). Pensasyhteisön sukkessio vaikuttaa maaperän kosteuteen ja Tape *et al.*, (2012) havaitsivat laajenevan pensaskasvuston maaperän olevan huomattavasti kuivempi kuin tasapainotilassa olevan pensaskasvuston.



Kuva 10. Pensastuminen laskee maaperän kosteutta latvuksen ja pensaen fasilitoiman kasvillisuuden avointa tundraa suuremman transpiraation seurauksena. Oransseilla nuolilla on kuvattu positiivinen vuorovaikutussuhde mekanismien ja muuttujien välillä. Sinisellä on kuvattu negatiivinen vuorovaikutussuhde. Nuolten paksuus esittää eri mekanismin korrelaation oletettua voimakkuutta (kuva on kirjoittajan laatima).

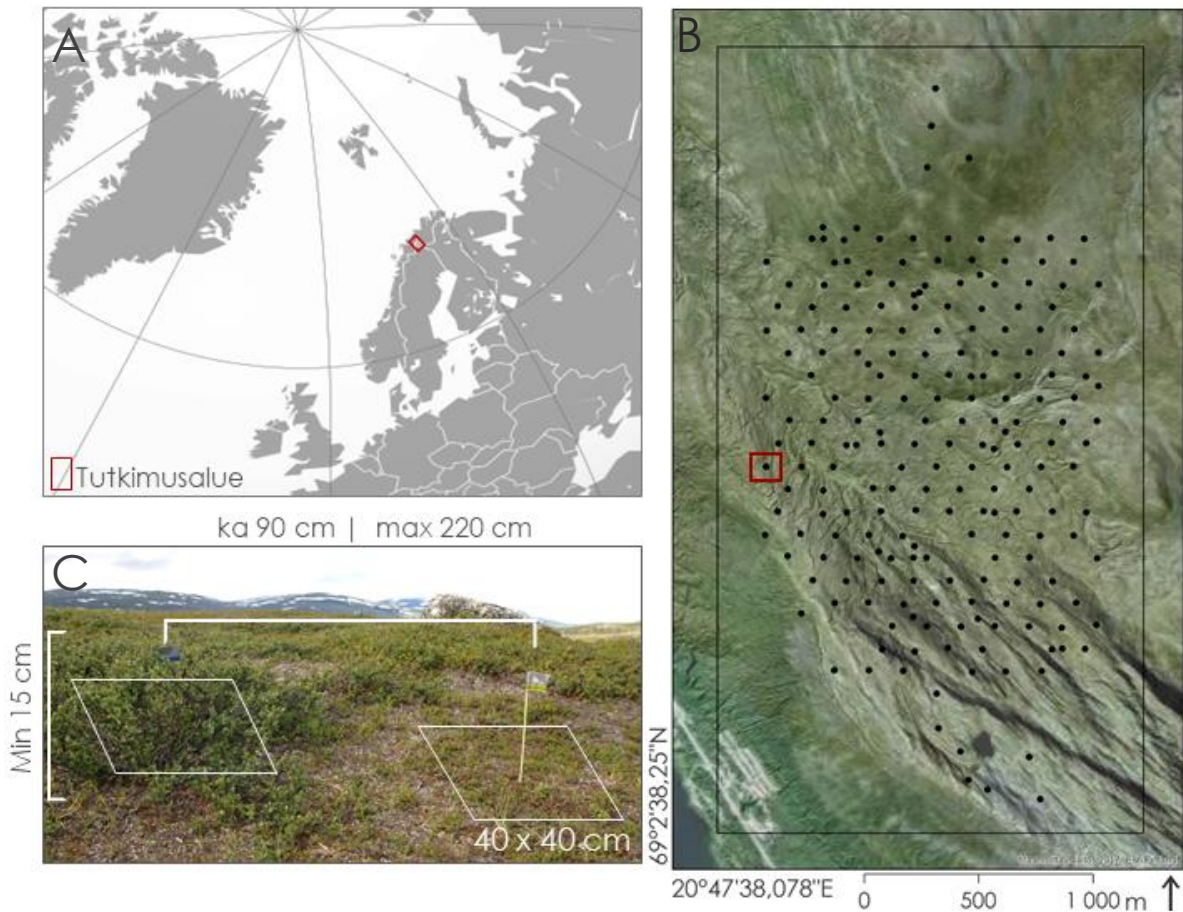
Kasvukauden aikaisen varjostuksen aiheuttaman evaporaation vähenemisen ja maaperän lämpötilan laskun yhteisvaikutuksesta huolimatta pensastumisella oletetaan olevan negatiivinen vuorovaikutussuhde maaperän kosteuteen (Myers-Smith *et al.*, 2011; Aalto *et al.*, 2013). Efekti vaihtelee arktisella alueella kasvukaudella ja vuosien välillä, ja boreaalisella alueella vaikutus on sen sijaan positiivinen (ks. kpl. 5.2, Taulukko 1). Pensastumisen vaikutukselle pystytään tunnistamaan neljä pääasiallista mekanismia ja ne vaikuttavat joko positiivisesti tai negatiivisesti maaperän kosteuteen (Kuva 11) (esim. Myers-Smith *et al.*, 2011; Cahoon *et al.*, 2012). Kirjoittajan tietojen mukaan maaperän kosteuden ja pensaslatvuksen vuorovaikutussuhdetta ei kuitenkaan ole tutkittu ensisijaisena tutkimuskysymyksenä arktisilla alueilla. Kuivissa ja lämpimissä ilmastoissa, esimerkiksi Välimeren alueella toteutetussa koeasetelmassa, maaperän horisontaalisen kosteuden osoitettiin olevan korkeampi latvuksen keskellä ja laskevan latvuksen reunoja kohden ja avoimeen maastoon siirryttäessä. (Pariante, 2000.)



Kuva 11. Pensastuminen vaikuttaa neljään pääasialliseen mekanismiin, joiden muutoksella on korrelaatio maaperän kosteuden kanssa. Oransseilla nuolilla kuvataan positiivista korrelaatiota ja sinisillä nuolilla negatiivista. Nuolten paksuus esittää eri mekanismin korrelaation voimakkuutta. Harmaat nuolet kuvaavat vuorovaikutussuhdetta, jonka suunta riippuu voimakkaasti muista taustatekijöistä, kuten topografisista muuttujista. Katkoviivoilla on merkitty keskeiset vuorovaikutussuhteet, joita ei ole tarkasteltu tässä. Kuva on kirjoittajan tekemä.

## 6 TUTKIMUSALUE

Tutkimuksen aineisto kerättiin Suomen Käsivarren Lapista Saana- ja Jehkas-tunturimassiiveilta (ETRS89 koordinaatisto (~WGS84) 69°2'37.404"N 20°51'23.173"E). Tutkimusalue sijoittuu Saana- ja Jehkas-tunturien väliseen etelä-pohjoissuuntaiseen laaksoon, joka sijaitsee kokonaisuudessaan metsänrajan yläpuolella ja kaikkein matalimpia jokilaaksoja lukuun ottamatta puurajan yläpuolella (Kuva 12). Saanan alue kuuluu Skandien poimuvuoriston pohjoisimpiin osiin ja on topografialtaan vaihtelevaa (Kuva 14). Saanan korkeus on 1029 metriä merenpinnasta ja suhteellinen korkeus lännessä Kilpisjärven pinnasta (473.0) on 556 metriä. Rinneprofiili on pohjoisoissa loiva ja muissa ilmansuunnissa jyrkkä ja kivinen (Kuva 14). Lähes koko alueella



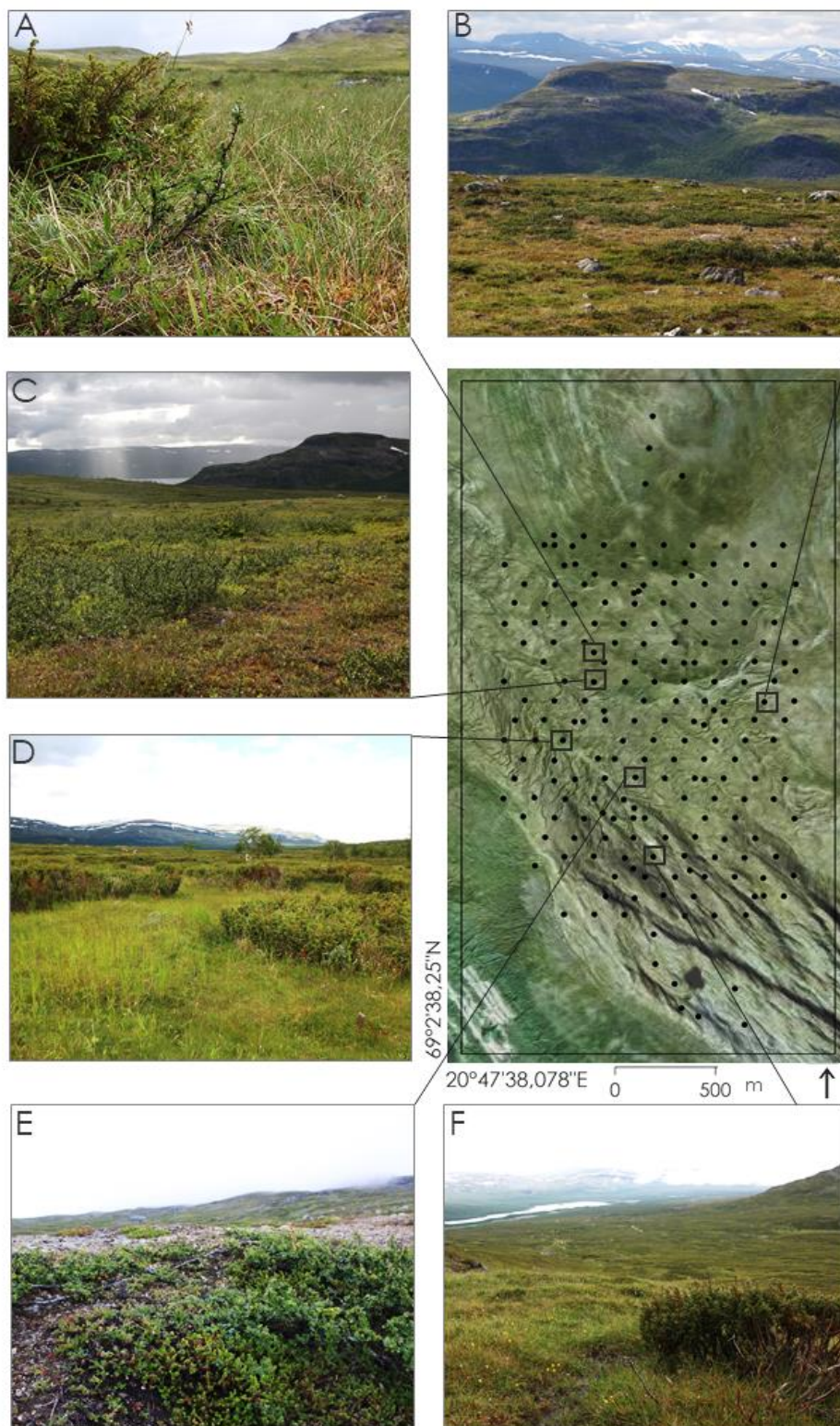
Kuva 12. Tutkimusalue sijaitsee pohjois-Fennoskandiassa Suomen Käsivarren Lapissa (A). Asetelma sijaitsee Saanan ja Jehkasin välisessä laaksossa ja koostuu säännöllisestä hila-asetelmasta (B). Yksittäiset 40 cm kasvillisuusruudut sijoitettiin asetelmaan pareittaisesti samaan mesotopografiseen luokkaan (C). Pensaiden minimikorkeus oli 15 cm ja ruutujen keskipisteiden etäisyys vaihteli 90 – 220 cm välillä (kuva on kirjoittajan laatima, pohjakartta (B) MML 2018)

maaperän pintakerrosta peittää orgaaninen kerros, jonka paksuus on syvimmillään yli 70 cm (Kemppinen *et al.*, 2018).

Alueen virtaama vaihtelee nopeasti lumen sulavesien ja toisaalta rankkasateiden seurauksena. Osa alueen puroista ja lampareista kuivuu kasvukauden edetessä. Suomessa poikkeuksellisesti tunturikoivu (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) muodostaa metsänrajan ja raja on noin 700 metrin korkeudella. Suomen kaikista putkilokasveista 13 % esiintyy vain paljakalla ja 40 lajia esiintyy vain Enontekiöllä Käsivarren suurtuntureilla (Väre & Partanen 2017). Tutkimusalueen kasvillisuutta luonnehtii lajiyhteisöjen mosaiikkimainen esiintyminen (le Roux *et al.*, 2013b). Lateraalisesti kasvavia puuvartisia lajeja esiintyy aina Jehkasin huipulle asti ja Saanalla noin 900 m korkeuteen asti. Saanan ja Jehkasin laaksossa pinta-alaltaan suurimpia habitaatteja ovat tunturiniityt, varvikot sekä paljakat. Tutkimusasetelma kuitenkin kattaa hyvin laajasti eri ympäristögradientteja (Kuva 14) ja siten myös pinta-alaltaan pienempiä, mutta ekologiaaltaan merkittäviä habitaatteja (Kuva 13).

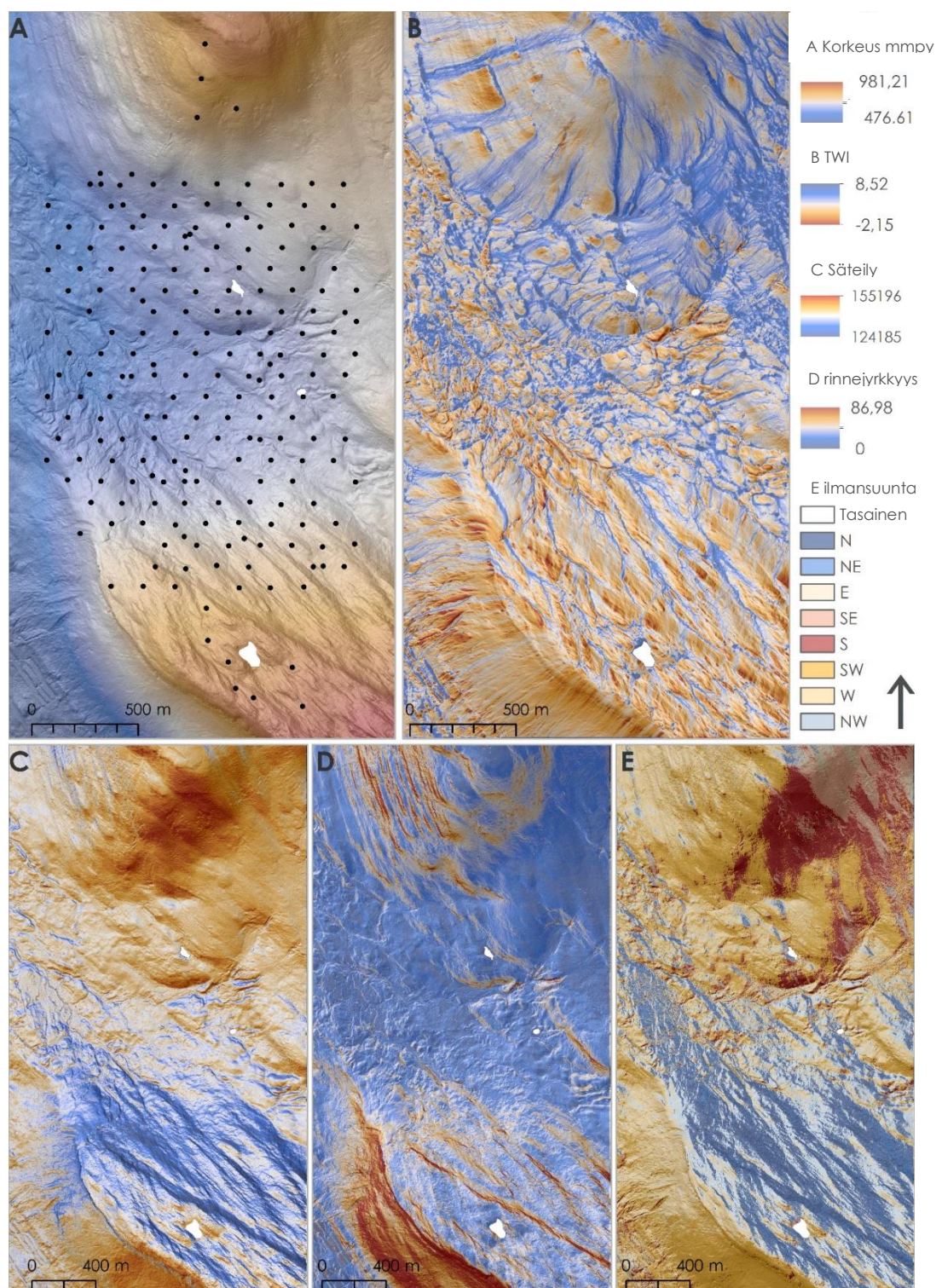
Tutkimusalue on matalan varvikon luonnehtima tundraa, jossa pensaita esiintyy sekä laajempina kasvustoina että yksittäisinä pienempinä ryhminä. Suurin osa lajistosta koostuu näillä alueilla sekä boreaalisista lajeista, kuten puolukasta (*Vaccinium vitis-idea*) ja mustikasta (*V. myrtillus*), että tunturilajeista, joista yleisimpiä ovat vaivaiskoivu (*Betula nana*) ja lapinkuusio (*Pedicularis lapponica*). Tyypillisiä heinämäisiä kasveja ovat tuppisara (*Carex vaginata*), tunturisara (*C. bigelowii*) ja tunturivihvilä (*Juncus trifidus*). Vaihtelevan topografian seurauksena laaksossa esiintyy lähes tai täysin kasvillisuudesta paljaita tuulenpieksämiä, joilla lajisto sekä kasviyksilöt ovat huomattavasti matalampia. Pieksämillä tavataan muun muassa tunturimaarianheinä (*Hierochloë alpina*) ja riekonmarja (*Arctostaphylos alpina*), joka muuten esiintyy vasta korkeammalla tunturien rinteillä. Laaksoa halkovissa jokilaaksoissa ja purojen tulvatasangoilla lajirunsaus on suhteessa hyvin runsasta ja dominantti eli yleinen pensaslaji on kataja (*Juniperus communis*). Näillä alueilla katajat kasvavat suurina ryhminä ja lajirunsaasta avointa tulvaniittyäkasvillisuutta esiintyy pensaiden välissä. Monimuotoisilla kosteikoilla tavataan runsaasti eri ruohovartisia lajeja, kämmeköitä sekä heiniä ja saroja. Alueella esiintyy myös matalaturpeisia *Carex*- ja *Eriophorum*-sukujen dominoimia soita laakson painanteissa sekä Saanan ja Jehkatsin





Kuva 13. Esimerkkejä tutkimusasetelman kattamista habitaateista ja niiden pensastumisesta: suot (A, 617 mmpy), kivikkoiset ylärinteet (B, 708 mmpy), alarinteiden tiheä varvikko (C, 610 mmpy), rehevät jokilaaksot (D, 592 mmpy), tuulenpieksämät (E, 634 mmpy) ja ylärinteiden vuoristoniityt (F, 709 mmpy). Kuva on kirjoittajan laatima.





Kuva 14. A) Korkeus, B) topografinen kosteusindeksi C) heinäkuun potentiaalisen säteilyn jakauma, D) rinteiden jyrkkyys E) aspekti. Tutkimusasetelma kattaa laajoja topografia gradientteja ja alueella maaperän kosteus vaihtelee suuresti. Kartoissa on käytetty visualisoinnin selkeyttämiseksi rinnevalovarjostusta (hill shade).



rinteillä rинnesoina. Soilla pensaita esiintyy pääsääntöisesti hyvin vähän. Alueiden reunoilla yksittäisinä kasvustoina keskellä. Korkeammalla tunturissa alueen itäosien soilla myös valkoyökönlehti (*Pinguicula alpina*) on hyvin yleinen. Tunturien ja etenkin Saanan pohjoisrinteillä vuorottelevat kivikkoinen ja matala varvikko sekä toisaalta hyvinkin rehevät vuoristoniityt, joita Saanan laelta bifurgoiva eli kahteen suuntaan laskeva lampare pitää kosteana koko kasvukauden ajan. Siirryttäessä rинteitä ylös kasvillisuudessa yleistyvät arktiset ja matalat lajit boreaalisten lajien esiintymisen vähetessä.

## 7 AINEISTO JA MENETELMÄT

Aineisto kerättiin kesällä 2017 heinä- ja elokuussa Helsingin yliopiston BioGeoClimate Modelling Lab -tutkimusryhmän kampanjan aikana. Aineisto koostuu 410 kasvillisuusruudusta, jotka sijoitettiin tutkimusryhmän olemassa olevaan tutkimusasetelmaan siten, että jokaiselle 25 m<sup>2</sup> tutkimusalalle aseteltiin yksi ruutupari. Tutkimusasetelma perustuu 100 m säännölliseen hila-asetelmaan (n = 221) sekä maiseman erityispiirteitä kattaviin lisäaloihin (n = 24), joita sijaitsee esimerkiksi alueen etelosissa Saanan ja pohjoisosissa Jehkasin huipulla sekä tuulenpieksämillä ja nivaatioissa eli lumenviipymillä (Kuva 12). Säännölliseen ja tiheään hila-asetelmaan perustava tutkimusasetelma kattaa laajasti maiseman eri ympäristögradientteja sekä edustaa alueen habitaatteja.

### 7.1 Tutkimusalojen valinta

Parittaisten ruutujen sijainti yksittäisellä tutkimusalalla valittiin edustamaan alan keskimääräistä pensaskasvillisuutta ja keskimääräistä avointa tundraa siten, että molemmat ruudut sijaitsevat samassa mesotopografisessa luokassa eikä ruutuihin osu tutkimusalalla poikkeavaa merkittävää poikkeamaa kasvillisuudessa tai muissa taustamuuttujissa. Poikkeavuudella tarkoitetaan tässä lampareta, routakuuhuntaa, lämpötila- ja tuulioloja muuttavia suuria kiviä tai vastaavia. Yksittäisen ruudun pinta-ala on 0,16 m<sup>2</sup> (40 cm x 40 cm). Ruutukokoa päädyttiin käyttämään, koska alueen kasvillisuus on mosaiikkimaista ja vaihtelee suuresti lyhyilläkin etäisyyksillä. Ruutukoko takasi riittävän pensastuneen kohdan löytymisen myös tunturien huipuilta. Asetelman haasteena on todennäköisesti sattuman suurempi vaikutus ruudulle osuvaan lajistoon ja siten

tavattu lajimäärä saattaa olla matalampi, kuin alueella tyypillisesti havaitaan. Parittaisten ruutujen keskustan keskietäisyys toisistaan on 90 cm ja suurimmillaan etäisyys on 220 cm (Kuva 12). Etäisyyden vaihteluun vaikutti pensasyhteisöjen pinta-alan vaihtelu yksittäisestä pensaasta laajoihin kasvustoihin ja maaston esteet, kuten suuret kivet. Vertailemalla vierekkäisiä ruutuja vakioitiin tutkimuskysymysten ulkopuoliset ympäristömuuttujat ja pyrittiin tuomaan esiin pensaiden itsenäinen efekti. Asetelmalla ohitettiin Ovaskaisen *et al.* (2010) käyttämä menetelmä, jossa abioottisten muuttujien mittauksella poissuljettiin niiden vaikutus muuhun kasvillisuuteen efektiä tutkittaessa (Ovaskainen *et al.*, 2010; le Roux *et al.*, 2013a).

Pensaan määritelmänä käytettiin 15 cm minimikorkeutta puuvartiselle lajille (mukaillen Mod & Luoto, 2016) ja vastaavasti avointa tundraa edustavavalla alalla puuvartiset lajit olivat tätä matalampia. Puuvartisten lajien välttäminen avoimilla aloilla ei ollut tutkimusalueella mahdollista tai olisi kattanut vinoutuneesti pensaiden vaikutuksen alueen ekosysteemiin. Huomattava osa alueen pinta-alasta koostuu kasvillisuudesta, jossa matala varvikko, ruohokasvit ja heinät esiintyvät sekakasvustoina tai vuorottelevat mosaiikkimaisesti (Kuva 13). Määritelmän seurauksena yhteensä 16 tutkimusalaa hylättiin pensaan puuttumisen vuoksi. Kaikki 410 ruutua paikannettiin differentiaali GNSS (Global Navigation Satellite System) laitteella (Trimble GeoExplorer GeoXH 6000). Osa differentiaalikorjauksista ei onnistunut johtuen katvealueista tutkimusalueella, mutta ruutujen keskiarvoiseksi paikannustarkkuudeksi saatiin siitä huolimatta 37 cm (Liite 4). Paikannuksen onnistuminen on tutkimukselle kriittistä aineiston kytkemiseksi tarkkaan korkeusmalliin ja siitä johdettuihin topografisiin muuttujiin.

## 7.2 Kasvillisuus- ja maaperäaineisto

Parittaisilta ruuduilta kartoitettiin kaikki putkilokasvilajit seuraten Väre & Partanen (2017) menetelmää. Kaikille lajeille laskettiin peittävyys sekä maksimi- ja keskikorkeus. Keskikorkeus laskettiin kolmen satunnaisesti valitun yksilön korkeuden keskiarvosta. Tutkimusjakson aikana vaihtuneen kasvillisuuden fenologisen vaiheen vuoksi ja voimakkaan herbivorien laidunnuksen takia, toisinaan ruohovartisten kasvien korkeuden ja peittävyyden laskeminen ja lajinmääritys oli haasteellista. Edellä mainituista syistä *Salix*-risteymät ja *Carex*-risteymät päädyttiin jälkikäteen yhdistämään ja käsittelemään vain sukutasolla. Myös *Viola*-lajit sekä lapinkastikka (*Calamagrostis*

*lapponica*) ja luhtakastikka (*Calamagrostis stricta*) päädyttiin yhdistämään. Kasvillisuuskartoituksen yhteydessä parittaisille ruuduille arvioitiin sammalten, jäkälien, karikkeen, paljaan maaperän, kivien ja putkilokasvien peittävyys osuus maanpinnassa. Ruuduilta otettiin pistokairalla maaperänäyte kolmesta kohdasta, joista määritettiin maalaji sekä mitattiin orgaanisen kerroksen ja mineraalimaan paksuus. Kolmesta mittauksesta laskettiin keskiarvot kuvaamaan ruudun maaperää.

Maaperän kosteus ja -lämpötila-aineisto kerättiin kolmessa BioGeoClimate Modelling Lab - tutkimusryhmän organisoimassa kampanjassa, joissa 3–4 päivän aikana tutkimusruuduista mitattiin arvot. Ennen kutakin kampanjaa oli ollut sateetonta 24 tuntia ja kampanjoiden aikana ei esiintynyt merkittävää sadekuuroa, joka olisi vaikuttanut maaperän kosteuteen. Kampanjat suoritettiin alkaen 20.07.2017, 05.08.2017 ja 22.08.2017. Maaperän kosteuden vaihtelua tutkimusjakson aikana kontrolloitiin transektilla, joka kattoi mesotopografisen vaihtelun. Transektin arvot mitattiin kunkin kampanjapäivän aluksi ja lopuksi. Maaperän volymetrinen vesimäärä (VWC %) mitattiin kannettavalla FieldScout TDR 300 kosteusmittarilla (Spectrum Technologies, Plainfield, IL, USA) kolmesta kohtaa 7,5 cm syvyydestä pyrkien kattamaan ruudun kosteusgradientin vaihtelu mahdollisimman tarkasti. Laitteen arvioitu mittavirhe on noin 10 %. Lämpötila mitattiin digitaalisella mittarilla (TFX 392 SKW-T thermometer, Ebro Electronic; Ingolstadt, Germany) myös 7,5 cm syvyydestä siten, että avoimella alalla mittaus suoritettiin alan keskeltä ja pensasalalla latvuksen keskeltä. Kampanjoiden välillä osa tutkimusaloista vaurioitui laidunnuksen seurauksena, minkä takia havaintomäärä pienenee kasvukauden loppua kohden. Mallinnuksessa käytettiin kunkin kampanjan kohdalla valintaa, josta puuttuvat havainnot oli poistettu. Kasvukauden aikaista temporaalista vaihtelua kuvaamaan muodostettiin myös aineisto, jossa kaikissa kampanjoista on poistettu puuttuvat arvot (n = 398).

### 7.3 Kaukokartoitusaineistot

Kaukokartoitusaineistona käytettiin EUREF-FINTM 35 koordinaattijärjestelmään oikaistua Suomen maanmittauslaitoksen tuottamaa laserkeilausaineistoa (*ALS, airborne laser scanning*) ja siihen pohjautuvaa digitaalista korkeusmallia (*DEM, digital elevation model*). Lento suoritettiin elokuussa 2016 noin 2200 m korkeudella maanpinnasta ja syntyneen pistepilven tiheys on noin 0.5

pulssia neliömetrillä. Aineiston horisontaalinen resoluutio on 1 m ja z-koordinaatin tarkkuus on alle 30 cm (Kemppinen *et al.*, 2018). Maaperän ja kasvillisuusolosuhteiden analyysiä varten DEM:stä johdettiin tutkimusalueen rinteiden ilmansuutien tiedot eli aspekti, rinteiden jyrkkyystiedot (*slope*) ja säteily (le Roux *et al.*, 2014) käyttäen ArcMap 10.3.1 ohjelmistoa (surface - ja solar radiation toolset -paketit) (Kuva 14).

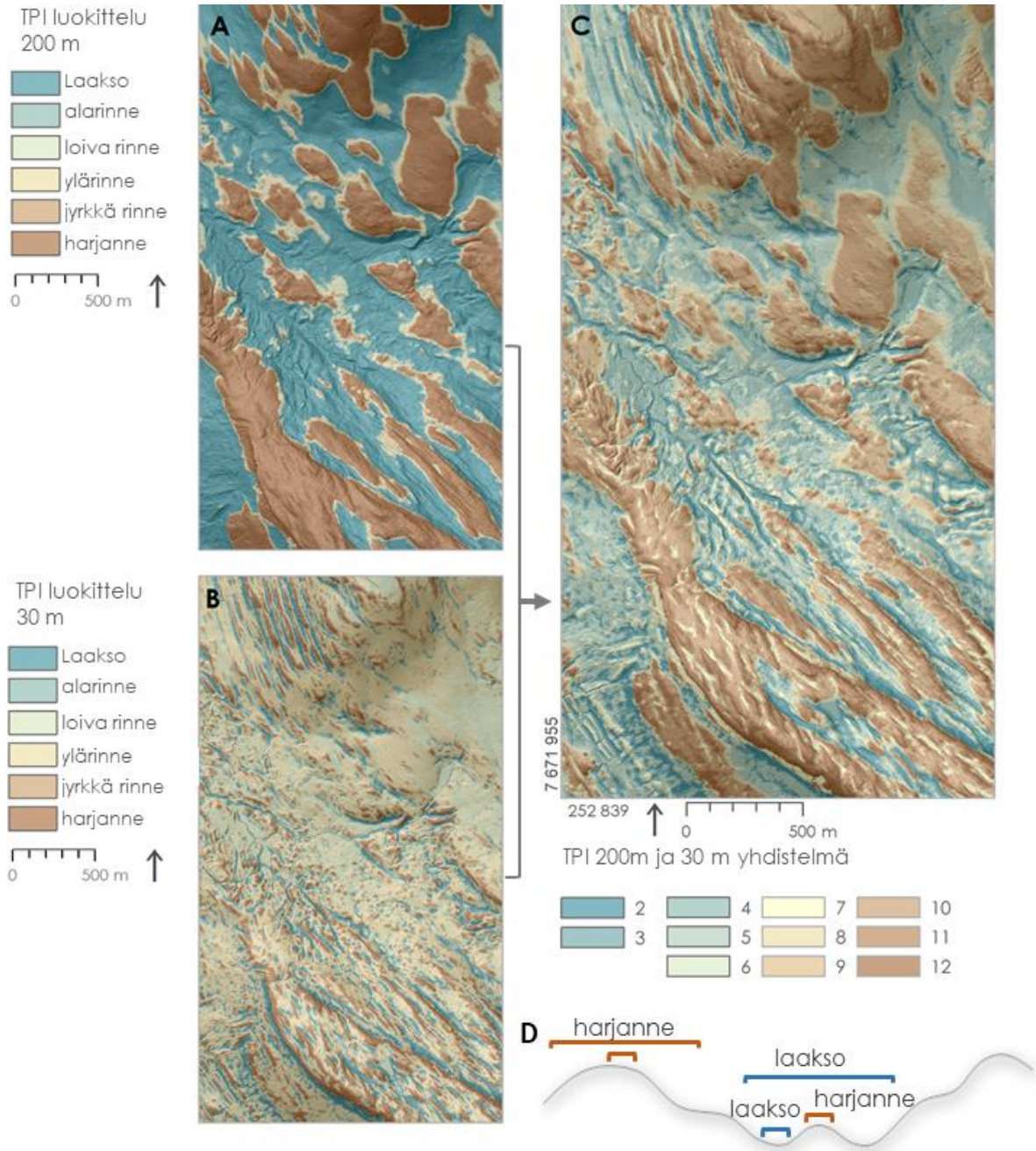
Rinteen kohtaa kuvaava TPI (*topographic position index*) laskettiin ArcMap -ohjelmalla käyttäen Land Facet Corridor Designer -pakettia (Jenness 2013) ja kuutta eri rinneluokkaa: laaksot (*valleys*), rinteiden alaosat (*lower slopes*), loivat rinteet (*gentle slopes*), jyrkät rinteet (*steep slopes*), rinteiden yläosat (*upper slopes*) ja harjanteet (*ridges*). TPI luokittelee rinteiden keskihajontaluokkien perusteella verraten korkeusaineistoa ja rinteiden jyrkkyystietoja (Taulukko 2). Laskutoimitukset suoritettiin 2 km bufferilla tutkimusalueesta reunaefektin minimoimiseksi (Reu *et al.*, 2013). TPI on todettu luokittelevan hyvin suuria pinnanmuotoja, mutta sen kyky tunnistaa hienopiirteistä vaihtelua todettiin riittämättömäksi, kun käytössä on 5 m DEM (Reu *et al.*, 2013). 1 m resoluutioisella aineistolla TPI:n luokittelukyky on kuitenkin huomattavasti parempi ja Saanan rinteiltä on mahdollista erottaa tunnusomainen portaittainen topografia, jossa harjanteet ja purojen laaksot vuorottelevat (Kuva 15).

*Taulukko 2. TPI rinneluokituksen teossa käytetyt raja-arvot. Luokittelu tehtiin käyttämällä aineiston keskihajontaa sekä tietoa rinteiden jyrkyydestä. Keskihajonnan avulla luokittelussa saadaan huomioitua paikallinen topografian vaihtelu. Viiden asteen jyrkkyydellä pyritään erottamaan rinteiden keskivaiheiden osat toisistaan, jossa rinteiden profiili taittuu. Jyrkkyystietoja ei käytetä muissa rinteiden osissa (-) (Tagil & Jenness 2008)*

Rinneluokka	keskihajonta	rinteenjyrkkyys
Laakso	$TPI \leq -1$	-
rinteen alaosat	$-1 < TPI \leq -0,5$	-
loivat rinteet	$-0,5 < TPI \leq 0,5$	$\leq 5$
jyrkät rinteet	$-0,5 < TPI \leq 0,5$	$> 5$
rinteen yläosat	$0,5 < TPI \leq 1$	-
harjanteet	$TPI > 1$	-

TPI laskettiin kuvaamaan paikallistasoa 30 m säteellä ja maisematasoa 200 m säteellä. Säteet valittiin vastaamaan Tagil & Jenness (2008) käyttämää sädettä tutkimusalueen kokoon suhteutettuna. Lisäksi 30 m säde todettiin kuvastavan hyvin keskimääräistä topografista vaihtelua laskemalla TPI aina viiden metrin välein (5 – 40 m) ja valitsemalla indekseistä parhaiten visuaalista tulkintaa vastaava (myös Kemppinen *et al.*, 2018). 200 m säde valittiin luomalla pisteille 100 m, 200 m, 300 m ja 500 m bufferit alueellisen kattavuuden optimoimiseksi. Pienempi käytetty säde kuvastaa tehokkaammin topografian hienopiirteistä vaihtelua, koska luokittelussa piste saa arvon suhteessa annetun säteen sisäiseen vaihteluun (Reu *et al.*, 2013). Suurempi säde kuvastaa taas paremmin pisteen sijaintia suhteessa alueen makrotopografiaan. Paikallinen ja maisematason TPI voidaan yhdistää lopputuloksen onnistuneisuuden visuaalista tarkastelua varten (Kuva 15). Kahden eri säteen TPI on todettu kuvaavan paremmin koko maisema-alueen topografista vaihtelua kuin yksittäisten mallien (Tagil & Jenness 2008). Kahden TPI luokittelua ei kuitenkaan käytetty mallinnuksessa, koska aineisto jakaantui liian pieniin havaintomääriin luokkaa kohden.

Topografiset kosteusindeksit kuvaavat maaperän kosteuden yleistä tasoa paljon käytettyjä biologisia indeksejä, kuten Ellenbergin indikaattoria, paremmin (Radula *et al.*, 2018) ja topografisten indeksien käyttöä suositellaan kasvillisuustutkimuksissa kehäpäätelmien riskin välttämiseksi (Parker 1982). Topografisten kosteusindeksien ja todellisen mitatun maaperän kosteuden väliseen eroon vaikuttavat esimerkiksi kosteuden temporaalinen vaihtelu ja kasvillisuuden tuoma vaihtelu. Alueen kosteuden vaihtelua kuvaava topografinen kosteusindeksi laskettiin käyttäen SAGA (System for Automated Geoscientific Analyses) wetness index (SWI), jonka on osoitettu 1 m DEM:stä johdettuna ennustavan topografiamuuttujista parhaiten maaperän kosteutta (Kemppinen *et al.*, 2018). Maaperän kosteuden mallinnuksessa hienoresoluutioinen LIDAR-aineisto on tehokkain muuttujalle tyypillisen, lyhyillä etäisyyksillä voimakkaasti vaihtelevan luonteen vuoksi. TPI:llä ja SWI:llä on lievä tilastollisesti merkittävä negatiivinen korrelaatio, mutta multikollineaarisuutta ei kuitenkaan pidetty ongelmana (Kemppinen *et al.*, 2017).



Kuva 15. Topographic position index (TPI) kuvaa rinteiden osia yhdistämällä korkeus- ja jyrkkyystietoja. TPI:n luokittelu vaihtuu valitun säteen perusteella (D). Maisematason alueellisella tarkastelulla saadaan esille alueen yleinen topografinen jaottelu (A) ja käytettäessä pientä tarkastelualueutta saadaan esiin alueen topografian paikallistason vaihtelu. Paikallinen ja alueellinen TPI voidaan yhdistää (C), jolloin saadaan hyvinkin tarkka kuva paikallisesta vaihtelusta, vaikka luokittelun tulkinta vaikeutuu. TPI:n avulla pystyttiin tunnistamaan paikallisen topografian vaihtelu tehokkaasti, lukuun ottamatta Saanan jyrkintä lounaista kylkeä, jossa 200 m TPI ei riittänyt pudotuksen kuvaamiseen (Tagil & Jenness 2008).

#### 7.4 Pensas- ja vastemuuttujien laskenta

Kentällä kerätyistä kasvillisuus ja maaperäaineistoista johdettiin analyysjä varten pensas-, kasvillisuus-, lämpötila- ja kosteusmuuttujat sekä vertailtavien ruutujen eroja kuvaavat muuttujat. Kaikki muuttujien laskennat, aineiston esikäsittely ja luokittelu tehtiin Python 3.7. -ohjelmointikielellä (Python 2018). Pääasiallisena pensasmuuttujana käytettiin yksittäisellä tutkimusruudulla korkeudeltaan yli 15 cm raja-arvon ylittäneiden pensaiden peittävyyttä (myöhemmin pensaiden peittävyys) sekä niiden keski- ja maksimikorkeutta. Kaikkien pensaslajin peittävyyttä kuvattiin laskemalla molemmilta parin ruuduilta kaikkien pensaslajeiksi määriteltujen lajien peittävyys (mukaan lukien alle 15 cm korkeat) ja peittävyysien välinen eroa (jatkossa pensaslajien kokonaispeittävyys ja -peittävyys ero). Dominantteja pensaita tarkasteltiin myös itsenäisinä muuttujina ja niille laskettiin yhteispeittävyys sekä lajien keski- ja maksimikorkeuksien keskiarvo.

Tutkimusaloilla tavattiin 111 lajia tai sukua. Kaikille tutkimusaloille laskettiin kasvillisuusaineiston perusteella kaikkien lajien kokonaislajirunsaus ja Shannon-Wiener -indeksi, joka kuvaa epäjärjestyksen määrää eli entropiaa. Shannon-Wiener -indeksi luonnehtii suhteellisen yksinkertaisella matemaattisella arvolla biodiversiteettiä huomioiden sekä lajien määrän että runsauden. Pienet arvot kertovat lajien tasaisesta esiintymisestä ja suuret arvot kertovat yksittäisten lajien esiintyvän alalla useammin. Shannon-Wiener soveltuukin käytettäväksi, kun voidaan olettaa alueella olevan harvoin esiintyviä lajeja (Morris *et al.*, 2014). Indeksia laskettiin kokonaislajirunsaudelle ja aineistolle, josta oli poistettu dominantit pensaat. Absoluuttista lajirunsausta käytettiin kuvaamaan muiden kuin aineistossa yli 15 cm raja-arvon ylittäneiden pensaiden lajirunsausta (jatkossa sub. -lajirunsaus). Sub.-lajirunsaudessa oli huomioituna esimerkiksi alueelle erittäin yleiset matalat puuvartistet lajit, kuten vanamo (*Linnea borealis*) ja puolukka (*Vaccinium vitis-idea*). Lisäksi laskettiin funktionaalisten eli toiminnallisten ryhmien absoluuttiset lajirunsaudet. Funktionaalisina ryhminä käytettiin jakoa ruohovartisiin (50 lajia) ja puuvartisiin kasveihin (21 lajia) sekä yhtenä ryhmänä käsiteltiin heinät, sarat, piipot ja vihvilät (jatkossa heinät ja sarat, 40 lajia) (Liite 3). Dominanttien ja muiden puuvartisten lajien vuorovaikutuksen tarkastelemiseksi puuvartisten funktionaaliseen ryhmään luettiin kaikki muut puuvartistet lajit paitsi dominantit korkeat pensaat.

Kaikille funktionaalisille ryhmille laskettiin lisäksi ryhmän peittävyys ruudulla sekä maksimikorkeuden keskiarvo. Korkeutta päädyttiin kuvaamaan maksimikorkeuden perusteella johtuen alueelle tyypillisestä voimakkaasta herbivorien laidunnuksesta. Kaikille lajeille määritetty keskikorkeus kuvaa huonosti etenkin avoimien alojen ruohovartisten kasvien todellista korkeutta verrattuna pensasalaan, joilla herbivorien laidunnus on usein vähemmän intensiivistä. Sekä kasvillisuus että pensasmuuttujille laskettiin vertailuparin eroja kuvaamaan lajirunsauden, peittävyyden ja korkeuden absoluuttiset erotukset. Analyysissä huomioitiin kaikki esiintyneet lajit ja risteymät käsiteltiin sukutasolla. Aineistossa harvinaisia lajeja ei nähty tarpeelliseksi poistaa, kuten Mod & Luoto (2016) tutkimuksessaan, sillä yksittäisten lajien vasteita ei tarkasteltu.

Maaperän kosteudelle ja lämpötilalle laskettiin absoluuttisten arvojen erotus ja lisäksi maaperän kosteudelle vertailuparin absoluuttisen eron prosenttiosuus avoimesta eli kontrolliruudusta kuvaamaan eron suhteellista suuruutta. Kaikki vertailut tässä tutkielmassa on tehty logiikalla, jossa verrataan pensasalaa kontrolliin. Absoluuttisissa erotuksissa kaavana on

$$x = G - B$$

jossa X on muuttuja, G on avoin ruutu ja B pensasruutu. Logiikan seurauksena tuloksissa vertailuarvo on negatiivinen, kun pensaan arvo on ollut korkeampi kuin avoimella tundralla. Suhteelliset arvot taas on laskettu vertaamalla parin absoluuttisen erotuksen suuruutta kontrollialaan eli kaavalla

$$x = \frac{G-B}{G}$$

jossa muuttujan arvojen logiikka on sama kuin absoluuttisissa erotuksissa. Suhteelliset erotukset laskettiin muuttujille, joiden absoluuttisten arvojen vertaaminen toisiinsa olisi johtanut tilanteeseen, jossa muuttujan määrän suureneminen kasvattaa absoluuttista erotusta, kuten maaperän kosteuden ja lajirunsauden kohdalla.



## 7.5 Aineiston parittaisuuden ja spatiaalisen autokorrelaation tarkastelu

Aineiston parittaisuutta tarkasteltiin vertaamalla pensasruutua avoimeen ruutuun (avoin – pensas). Tarkastelu tehtiin 95 % luottamusrajalla Wilcoxonin parittaisella testillä ja parittaisella T-testillä (le Roux, *et al.*, 2013b). Jos tarkasteltavan muuttujan parittaisuus aineistossa oli tilastollisesti merkitsevä, testattiin muuttujaa seuraavaksi vaihtoehtoisella hypoteesilla ”suurempi” ja ”pienempi” molemmissa testeissä. Tässä työssä tilastolliset merkitsevyydet on ilmoitettu seuraavasti: \*\*\* =  $<0.001$ , \*\* =  $<0.01$ , \* =  $<0.05$  ja ns = ei tilastollisesti merkitsevä. Lisäksi muuttujille laskettiin keskimääräinen erotus sekä erotuksen varianssi ( $\sigma^2$ ) ja keskihajonta ( $\sigma$ ). Tarkastelu tehtiin maaperän kosteudelle ja lämpötilalle sekä kaikille kasvillisuusmuuttujille. Lisäksi parittaisuutta tarkasteltiin tutkimusaloilta kartoitettujen maanpeitteeseen ja maaperään liittyvien tietojen osalta, jotta voitiin selvittää tutkimusasetelman perustana olevien ympäristömuuttujien kontrolloinnin onnistumista.

Spatiaalista autokorrelaatiota (SAC, *spatial autocorrelation*) tarkasteltiin koko aineistossa tutkimusalojen välillä ja yksittäisten parien ruutujen välillä. Parin ruutujen SAC tarkasteltiin yksinkertaisesti vertaamalla keskipisteiden etäisyyden korrelaatiota tarkasteltavien muuttujien vaihteluun. Aloilla havaittujen muuttujien eroja ja alojen etäisyyksiä toisistaan mallinnettiin myös yleistetyn lineaarisen mallin (GLM, *generalized linear model*) avulla, jossa sallittiin toisen asteen termit. Tarkastelu tehtiin, jotta voitiin sulkea pois myös epälineaarinen suhde muuttujien eron ja parin ruutujen etäisyyden välillä. Koko aineiston SAC:ta tarkasteltiin Moranin indeksillä ja analyysi suoritettiin ArcMap -ohjelmiston *Incremental spatial autocorrelation* -työkalulla. Moranin indeksi vaihtelee välillä  $(-1) - 1$  ja arvo 1 tarkoittaa täydellistä positiivista spatiaalista autokorrelaatiota eli arvojen voimakasta klusteroitumista ja arvo  $(-1)$  negatiivista autokorrelaatiota, jossa arvot hylkivät toisiaan muodostaen mosaiikkimaisen kuvion. Lähellä nollaa arvot viittaavat aineiston satunnaiseen alueelliseen jakaumaan. Tarkastelun ensimmäinen etäisyys oli 10 m aineistossa esiintyneiden lisäalojen vaihtelevien etäisyyksien vuoksi alkuperäisestä hilasta. Tarkastelu toistettiin 100 m välein aina 1510 metrin etäisyyteen asti (Liite 7) sekä pisteotantana 300 m etäisyydeltä. Vertailtavien parien ruutujen välisen etäisyyden vaikutusta vastemuuttujien eroavaisuuksiin tarkasteltiin Spearmanin järjestyskorrelaatiokerroimen avulla R -ohjelmalla (R development core team 2018). Parittaisten ruutujen pisteiden taso- eli euklidinen etäisyys laskettiin

ArcMap -ohjelman *Point Distance* -työkalulla ja verrattiin vastemuuttujien väliseen erotukseen ruuduilla (ArcMap 2018).

## 7.6 Analyysi ja mallinnus

Aineiston parittaisuuden ja ilmiön kvantifointiin pyrkivän luonteen vuoksi aineistosta keskityttiin tuomaan esiin hajonta sekä muuttujien välinen suhde mahdollisimman yksinkertaisilla kuvailevilla tilastollisilla menetelmillä. Aineisto kerättiin kattamaan laajoja ympäristögradientteja ja tuloksiin odotettiin sen takia paljon hajontaa, koska muuttujien tiedetään vaihtelevan lyhyilläkin etäisyyksillä. Kaikille muuttujille koko aineistossa, parittain jaetuille ruuduille ja muuttujien eroille laskettiin vertailua varten keskiarvo, mediaani, minimi, maksimi, 95 % fragitiili sekä keskihajonta. Aineistossa esiintyvien ääriarvojen ja pensaiden oletetun kosteuden rajoittuneisuuden vuoksi aineistosta poistettiin suurimmat ja pienimmät arvot jokaisen muuttujan 90 % välin mukaisesti erikseen. Kosteusaineistossa 90 % väli laskettiin siten, että korkeimmassa avoimen ruudun kosteusarvossa on tavattu myös pensaita. Kaikki kuvailevat tilastot laskettiin 90 % aineistolle ja tarkasteltiin säilyvätkö aineiston trendit.

Kosteuden, lämpötilan ja kasvillisuuden havaittuja eroja selittäviä muuttujia pyrittiin tunnistamaan yleistetyillä additiivisilla malleilla (*generalized additive models*, GAM) (seuraten Aalto *et al.*, 2013). GAM on todettu tehokkaaksi sen luotettavuuden ja kohtuullisen yksinkertaisen periaatteen vuoksi (Guisan *et al.*, 2002). GAM:t ovat puoliparametrisia ja kykenevät löytämään aineistosta monimutkaisia ei-lineaarisia vasteita sekä kynnsarvoja eli malli pyrkii tunnistamaan tasaisia muotoja aineistosta tarkkaan määritellyn funktion sijaan. Malli perustuu yleistettyjen lineaaristen mallien tapaan linkkifunktioon, jolla tarkoitetaan oletettua suhdetta vastemuuttujan keskiarvon ja selittävien muuttujien lineaarisen yhdistelmän muutosten kanssa. GAM:ssa funktiota kuitenkin sovitetaan aineistoon vapausasteen avulla, minkä seurauksena malli pystyy käsittelemään epälineaarisia ja monimutkaisia aineistoja. Mallin ennako-oletuksena on, että osa funktion muuttujista ovat additiivisia eli eri tekijöiden yhteisvaikutuksen huomioivia. Muuttujien vuorovaikutussuhde voi olla monimutkaisempi kuin selittävien muuttujien lineaarinen yhdistelmä. Todennäköinen jakauma tulee kuitenkin todentaa eli malli on osin parametrinen. (Guisan *et al.*, 2002.)

GAM:in vapausasteen suuruuden määrittelyssä tulee säilyttää tasapaino havaintojen määrään nähden. (Guisan *et al.*, 2002.) Kaikki mallit luotiin konservatiivisella neljännellä vapausasteella olettaen jakauman olevan gaussilainen. Gaussilaista jakaumaa käytettiin aineistossa esiintyvien negatiivisten arvojen vuoksi. Jokaiselle eroa kuvaavalle muuttujalle muodostettiin topografinen perusmalli, topografiatiedot ja pensasaineiston yhdistävä pensasmalli sekä taustamuuttujilla täydennetty täysmalli. Täysmallissa on huomioitu pensaan lisäksi sen kanssa vuorovaikutuksessa olevia muita muuttujia, kuten maaperän orgaanisen kerroksen paksuus. Muuttujat valittiin taaksepäin askeltavalla menetelmällä, jossa mallista poistetaan järjestyksessä heikoimman tilastollisen riippuvuuden muuttuja huomioiden mahdollinen kollineaarisuus ja konseptuaalinen malli (Guisan *et al.*, 2002). Kollineaarisista muuttujista valittiin sopivin kirjallisuuden tai pensasmuuttujien kohdalla muuttujan yksinkertaisuuden ja tilastollisen merkitsevyyden perusteella. Malliin hyväksyttiin alle 0.05 (\*) p-arvon antaneita muuttujia. Lisäksi tilastollisesti merkitsevien pensasmuuttujien ja lämpötilan suhdetta tarkasteltiin yleistetyn lineaarisen mallin avulla.

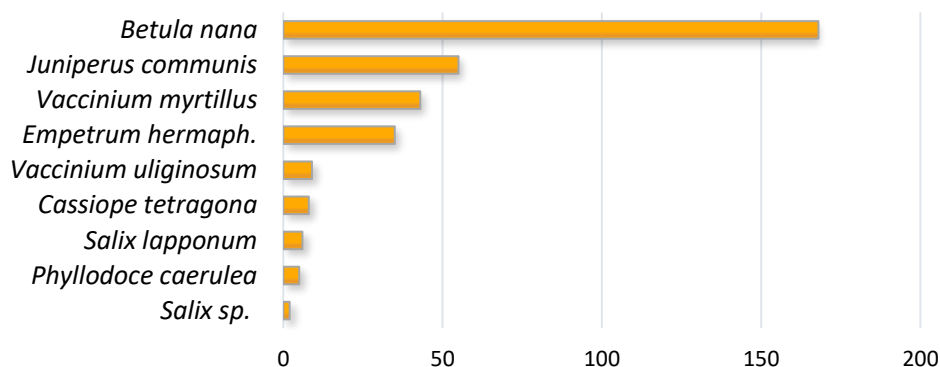
Mallien selityskykyä arvioitiin käyttämällä Bootstrapping -simulaatiota, jonka avulla mallille voidaan asettaa tilastollinen tarkkuusestimaatti. Bootstrapping säilyttää aineiston havaintojen määrän, mutta arvot vaihtelevat aineistossa satunnaisesti. Bootstrapping suoritettiin le Roux *et al.*, (2013b) kehittämällä mallin sovituksen vahvuuden ja kestävyys tarkasteluun suunnitellulla R-tilasto-ohjelmointikielen skripti eli komentosarja (Liite 2). Analyysi suoritettiin eroa kuvaavien muuttujien topografia-, pensas- ja täysmallille 10 000 kertaa tarkastellen aineiston korjattu  $R^2$  (adjusted  $R^2$ ). Mallien selityskyvyn erot varmennettiin vielä Wilcoxonin testillä. Toistojen määrä oli huomattava selityskyvyssä esiintyneen vaihtelun vakioimiseksi. Mallien ennustekykyä ei pyritty tarkastelemaan (ks. le Roux *et al.*, 2013b), koska pensaiden vuorovaikutussuhteet tunnetaan vielä heikosti ja tutkimuksessa pyrittiin parsimoniseen lähestymiseen todellisten vuorovaikutusten tunnistamiseksi.

## 8 TULOKSET

Tutkimusalueella pensaat ovat pääsääntöisesti matalia pensaita, pystyjä varpuja tai maanmyötäisiä varpuja. Yli 15 cm ehdon täytti yhteensä 9 eri lajia (Kuva 16) ja niiden peittävyys vaihteli tarkasteltavilla aloilla 10 – 141 % välillä. Suurimmalla osalla ruuduista pensaiden peitto oli noin 50 % (Taulukko 3). Yhdessä ruudussa tavattiin tyypillisesti 1–2 yli 15 cm ehdon täyttävää pensaslajia, mutta rehevimmillä aloilla 5 lajia ylitti 15 cm korkeuden.

*Taulukko 3. Tarkasteltujen pensasmuuttujien tunnusluvut. Pensaiden peittävyys oli vähäistä ja molempien alojen kaikki puuvartiset lajit huomioitaessa pensaiden peittävyys oli noin 40% korkeampi pensasaloilla. Aineistossa oli myös runsaan pensaspeittävyys ruutuja, joissa peittävyys oli yli 100% kasvillisuuden matalasta korkeudesta huolimatta. Betula & juniperus max viittaavat dominanttien pensaiden maksimikorkeuteen ruudussa. Aineiston kaikki pensaas sijoituivat luokiin pystyt varvut tai pensaas-luokan alarajalle.*

Pensasmuuttuja	KA	Mediaani	Max	Min	95 Fraqtii	SD
< 15 cm pensaiden peittävyys %	56,7	50	141	10	105	25,1
kaikkien pens. peittävyys ero	-41,9	-42	37	-105	1	25,3
betula & juniperus max	27,4	25	79	1	53	12,5
betula & juniperus peitto	47,3	50	90	1	80	18,9
pensaiden lajirunsaus	1,6	1	5	1	3	0,8



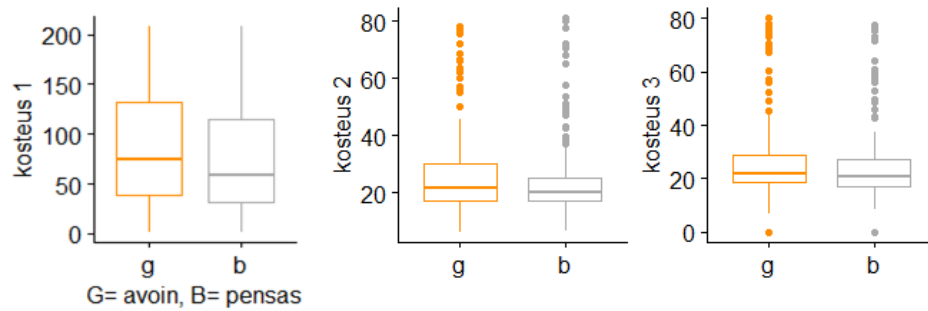
*Kuva 16. Tutkimusaloilla tavatut yli 15 cm korkeat pensaslajit ja niiden frekvenssi aineistossa. Vaivaiskoivu (Betula nana) on tutkimusalueella yleisin pensas.*

Spatiaalisen autokorrelaation tarkastelun perusteella tutkimusalue on maaperän kosteuden ja -lämpötilan sekä kasvillisuuden suhteen voimakkaasti klusteroitunut noin 300 m asti, jonka jälkeen autokorrelaatio vähenee (Liite 7). Moranin indeksin perusteella alue on mosaiikkimaista ja aineistossa on huomattavia dynaamisten ympäristömuuttujien vaihtelua lyhyilläkin etäisyyksillä. Yksittäisten vertailuparien keskikohtien etäisyyden ja muuttujien eron suuruuden välillä ei havaittu tilastollisesti merkitsevää spatiaalista autokorrelaatiota.

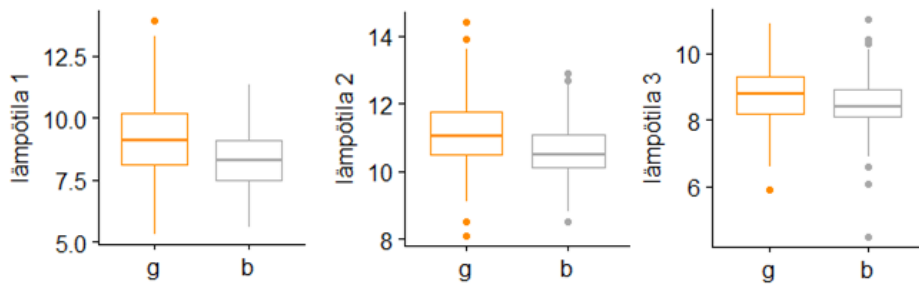
### 8.1 Aineiston parittaisuus

Vertailtavat parit ovat kosteus- ja lämpötilakampanjoiden osalta Wilcoxonin parittaisen testin ja parittaisen T-testin perusteella tilastollisesti merkitsevästi ( $p = ***$ ) toisistaan poikkeavia. Maaperän kosteus ja lämpötila olivat avoimilla ruuduilla keskimäärin korkeampia kuin pensasruuduilla (Kuva 17, Liite 6), vaikka lämpötilaeron keskiarvo sekä varianssi pienenevät kasvukauden loppua kohden. Kasvillisuuden osalta kaikkien lajien runsauden parittaisuus ei ollut tilastollisesti merkitsevää (Liite 6), mutta sub.-lajirunsauden kohdalla avointen alojen lajirunsaus oli suurempi ( $p = ***$ ). Funktionaalisten ryhmien tarkastelussa merkitseviä eroja havaittiin ruoho- ja puuvartisten korkeudessa sekä heinämaisten kasvien peittävyudessa (Kuva 17). Shannon–Wiener indeksin tarkastelussa aineisto oli merkitsevästi parittainen ( $p = *$ ), kun tarkastelusta poistettiin dominantit pensaat. Maaperän ominaisuuksista pensaiden orgaaninen kerros oli keskimäärin noin 1 cm syvempää (erotuksen keskihajonta 3 cm). Muiden tarkasteltujen muuttujien, kuten sammalpeitteen ja negromassan kohdalla, määrä oli korkeampi avoimella ruudulla lukuun ottamatta mineraalimaan paksuutta, joka ei ollut merkitsevästi parittainen ( $p = ns$ ) (Liite 3).

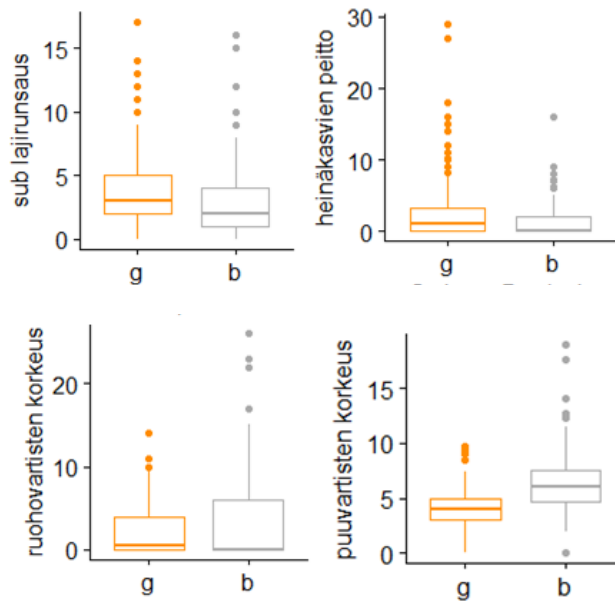
A



B



C



Kuva 17. Parittaisten ruutujen havaintojen tilastollisesti merkitsevät eroavaisuudet. Kaikkien maaperän kosteuskampanjoiden aikana avoin ruutu oli pensasruutua kosteampi (A) ja maaperän lämpötila korkeampi (B). Muiden kuin pensaslajien lajirunsaus (sub. -lajirunsaus) oli avoimilla aloilla korkeampi ja heinämaisten kasvien peittävyys suurempi (C). Pensasaloilla taas ruoho- ja puuvartiset kasvit olivat keskimäärin korkeampia.

## 8.2 Maaperän lämpötila

Maaperän lämpötila vaihteli tutkimusjakson aikana 5.3 °C – 14.4 °C välillä. Pensasruutujen maaperä oli kasvukauden alussa keskimäärin 0.8 °C viileämpi kuin avoimen tundran, ja aineistossa oli vähän hajontaa (Kuva 18). Kasvukauden edetessä lämpötilaerot pienenivät noin 0.4 °C asteeseen. Erityisesti maksimaaliset lämpötilaerot säilyivät kuitenkin korkeina koko tutkimusjakson ajan (Taulukko 4).

*Taulukko 4. Maaperän lämpötila mittauskampanja 1 aikana sekä kaikkien kampanjoiden mitattu absoluuttinen ero avoimen ja pensasruudun välillä. Positiiviset arvot kertovat pensasalan olleen viileämpi, kun taas negatiiviset luvut kertovat korkeammasta maaperän lämpötilasta. Tarkastelussa huomioitiin ääriarvojen vaihtelun vaikutus laskemalla tunnusluvut aineiston 90 % vaihteluvälille myös kaikille kampanjoille, mikä ei kuitenkaan vaikuttanut lämpötilaerojen keskiarvoihin. KA viittaa tässä keskiarvoon ja sd keskihajontaan.*

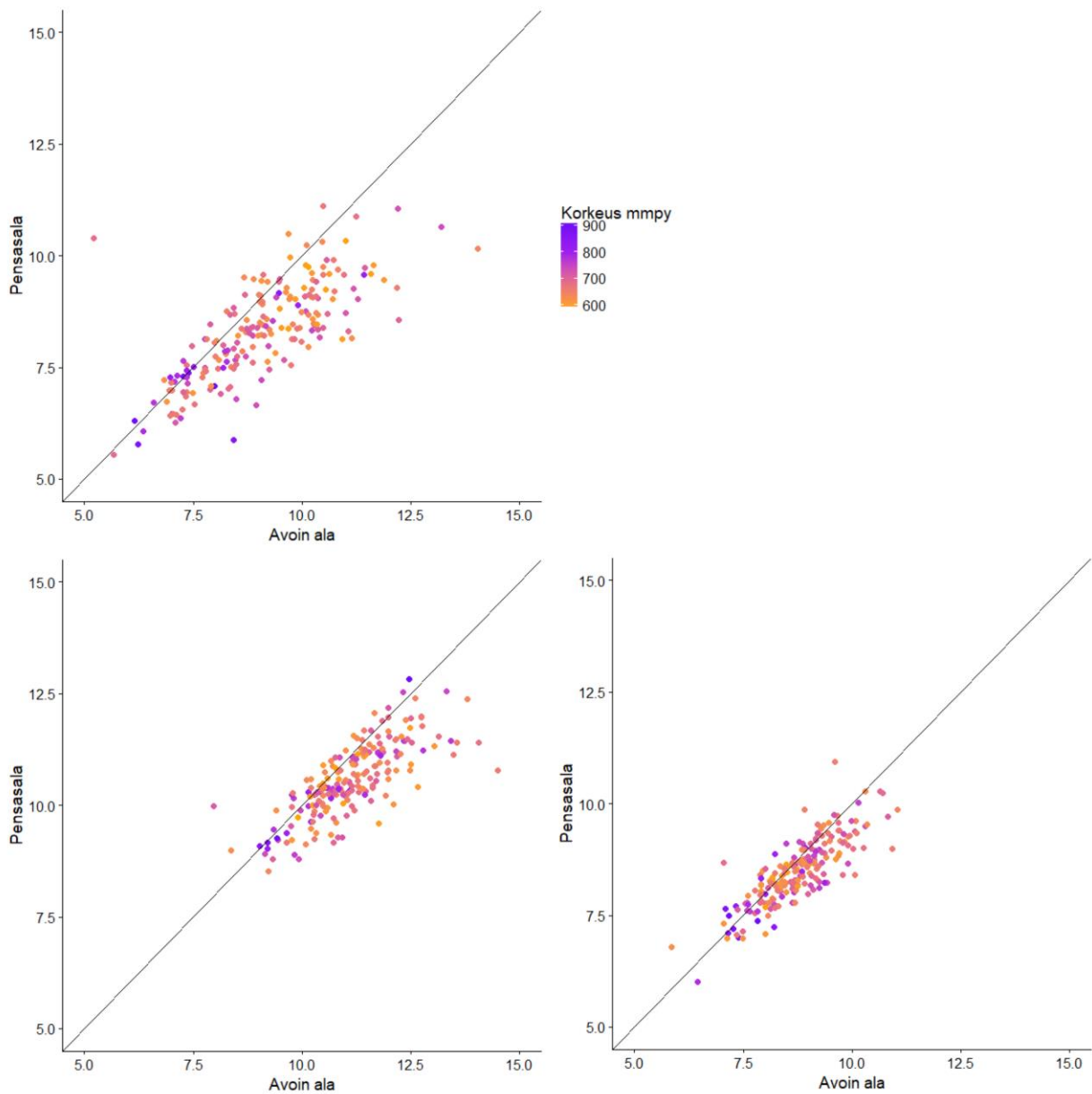
	mitattu °C kampanja 1		absoluuttinen ero °C					
	avoin °C	pensas °C	kampanja 1	90 % 1	kampanja 2	90 % 2	kampanja 3	90 % 3
Min	5,3	5,6	-5,0	-1,1	-1,8	-1,8	-1,4	-1,2
Mediaani	9,1	8,3	0,7	0,7	0,5	0,5	0,3	0,3
KA	9,1	8,3	0,8	0,7	0,6	0,6	0,3	0,3
Max	13,9	11,3	3,8	2,7	3,7	3,7	5,4	5,4
95 Fraktiili	11,3	9,9	2,3	2,0	1,7	1,7	1,1	1,0
SD	1,4	1,1	0,9	0,7	0,7	0,6	0,6	0,6

Lämpötilaeroa selitettiin topografisella perusmallilla, jolla pystyttiin selittämään keskimäärin 26 % vaihtelusta. Pensasmuuttujana käytettiin GAM:ssa parhaan tilastollisen merkitsevyyden antanutta pensaslajien kokonaispeittävyyden eroa, mikä nosti mallin selityskykyä merkitsevästi noin 30 prosenttiin (Kuva 19). Pensasmalleissa käytettiin seuraavia muuttujia:

*Topografiamalli= Sijainti (X, Y) + korkeus + säteily*

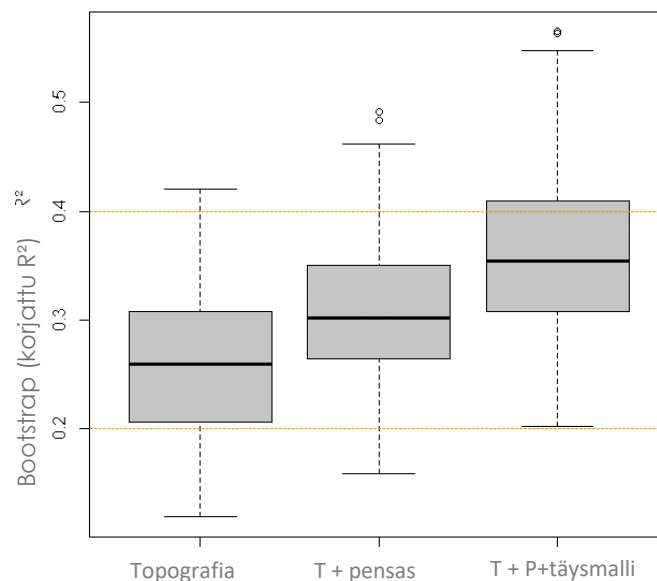
*Pensasmalli= Topografia + pensaiden kokonaispeittävyyden ero*

*Täysmalli= Topografia + pensas + orgaanisen kerroksen paksuuden ero*



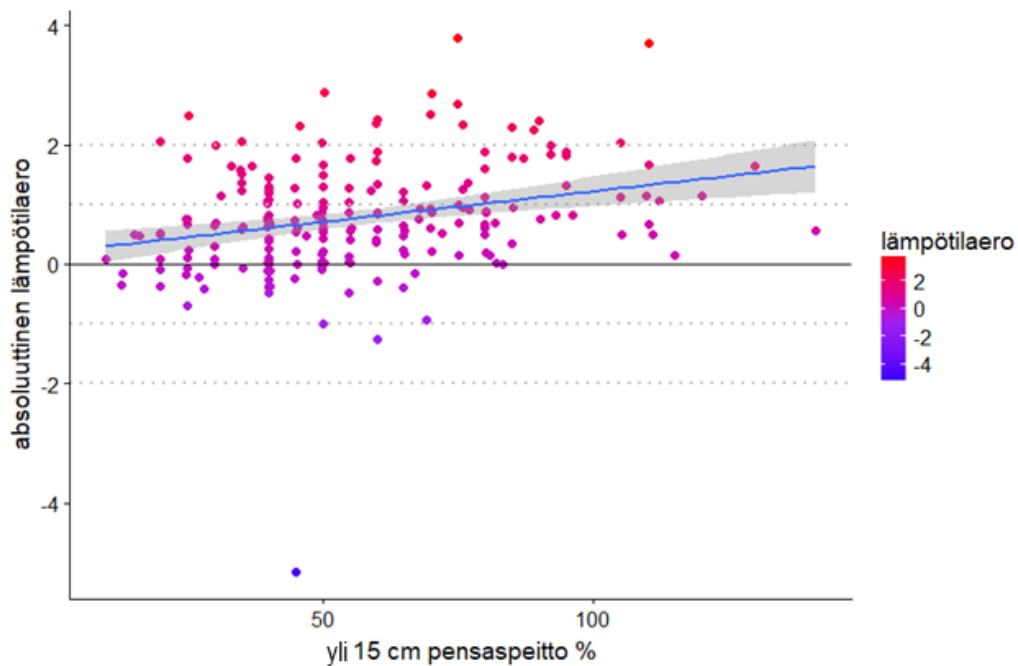
Kuva 18. Avoimen ja pensasruudun maaperän lämpötilojen jakauma kampanjan 1 (A), 2 (B) ja 3 (C) aikana. Kampanjan 1 (20.7.) aikana suuri osa havainnoista sijoittuu 1:1 viivan avoimen alan puolelle ja lämpötilat ovat johdonmukaisesti korkeampia avoimella tundralla. Aineiston ääriarvot sijoittuvat pitkälti TPI luokittelun rinteen yläosiin. Kampanjan 2 (5.8) aikana eli kasvukauden keskivaiheilla maaperän lämpötila nousi yleisesti ottaen, mutta pensaat säilyivät viileämpinä. Kasvukauden loppua kohden kampanjan 3 aikana (20.8) maaperän lämpötilaerot tasaantuivat, mutta trendi säilyi saman kaltaisena.





Kuva 19. Maaperän lämpötilaa selittävät topografiamalli, pensasmalli ja täysmalli. Täysmalliin lisättiin ainoana taustamuuttujana tilastillisesti merkitsevä orgaanisen aineen paksuus. Kaikkien mallien suoriutumisen hajonta oli suurta. Pensaiden kokonaispeittävyiden erolla ja topografiamallilla pystyttiin selittämään noin 30 – 35 % aineiston vaihtelusta ja täysmallilla 35 – 40 %.

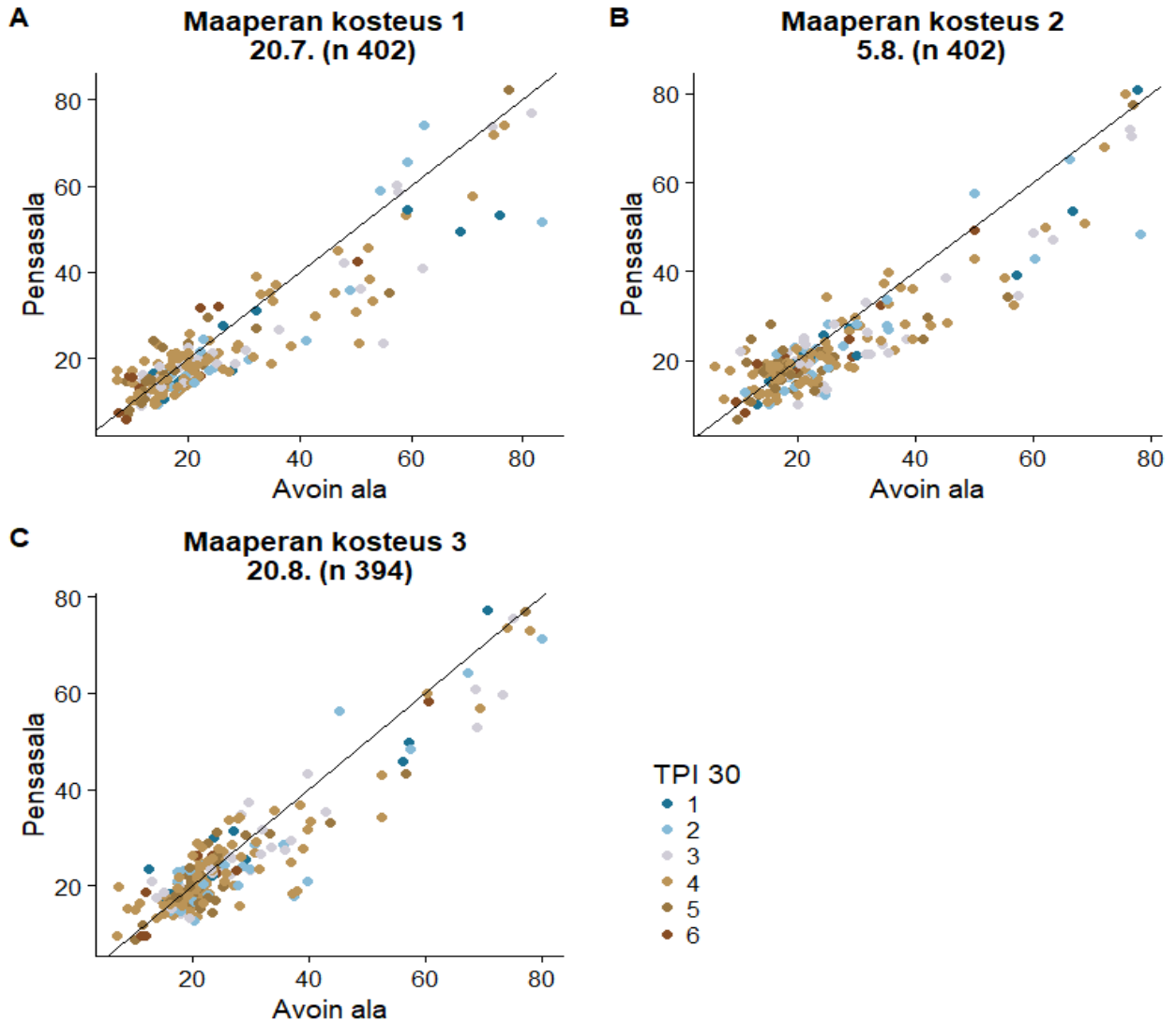
Yli 15 cm korkeiden pensaiden peittävyydellä ja maaperän lämpötilalla oli lineaarisen regression perusteella tilastollisesti merkitsevä positiivinen suhde (Kuva 20). Mallin mukaan pensaats laskevat maaperän lämpötilaa noin 0.1 ° C jokaista kymmentä peittoprosenttia kohden lajista ja pensaiden peittävydestä riippumatta. Malli selittää kuitenkin vain noin 7 % vaihtelusta.



Kuva 20. Lämpötilan ja yli 15 cm korkeiden pensaiden peittävyydellä on tilastollisesti merkitsevä positiivinen lineaarinen suhde ( $p = ***$ ). Tarkastelussa käytettiin kamppanjaa 1 ( $n = 201$ ). Laskennallisesti pensaspeiton kasvaessa 10 %-yksikköä lämpötila ruudussa laskee  $0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$  (kulmakerroin 0.01). Aineiston vaihtelu on kuitenkin huomattavaa. Pensaiden peiton ollessa hyvinkin vähäistä lämpötilaero voi olla jopa yli  $2\text{ }^{\circ}\text{C}$  viileämpi. Toisaalta joissakin tapauksissa pensasruudut saattava olla myös lähes asteen avointa tundraa lämpimäpiä peittävyuden ollessa alle 60 %. Harmaat katkoviivat osoittavat  $1\text{ }^{\circ}\text{C}$  muutosta. Pensaiden efekti vaikuttaa hidastavan tasaisesti maaperän lämpötilan vaihtelua vuorokauden aikana verrattuna avoimeen tundraan.

### 8.3 Maaperän kosteus

Maaperän kosteus vaihteli alueella hyvin kuivasta lähes täysin veden kyllästämään kosteikkoon. Pensasalat olivat keskimäärin noin 5 – 6 % kuivempia kuin avoimet ruudut ja korkeimmillaan ero oli 50 % (Liite 10). Aineistossa esiintyi lisäksi selkeästi avointa ruutua kosteampia pensasruutuja. Suurin osa poikkeavista arvoista sijoittuvat kosteusgradientin kuivaan päähän ja TPI 30 metrin luokittelun harjanteet- ja jyrkät rinteet -luokkiin (Kuva 21).



Kuva 21. Maaperän kosteuden erotus avoimilla ja pensasruuduilla 1:1 suoralla eri kosteuskampanjoiden aikana. Pensasruudut ovat pääsääntöisesti kuivempia kuin avoimet ruudut ja etenkin kosteat laaksot korostuvat kosteampina, mutta myös muut rinteiden osat. Kosteuserot etenkin gradientin kosteassa päässä tasottuivat kasvukauden edetessä ja havainnot klusteroituvat lähemmäs 1:1 suoraa. Kosteusgradientin kuivassa päässä on kuitenkin havaittavissa suhteellisen paljon hajontaa. Kuivissa oloissa avointa ruutua kosteammilla pensasruuduilla kuuluvat TPI 30 metrin luokittelussa harjanteet, rinteiden yläosat ja jyrkät rinteet -luokkiin. Kuivassa hajonta on suurta etenkin kampanjan 2 aikana, joka sijoittui heti lämpöjakson jälkeiselle ajalle.

Maaperän kosteuden absoluuttista eroa selitettiin topografisella perusmallilla, jossa TPI 30 ja rinnejyrkkyys muodostivat mallin pohjan. Parhaiten selittäneet mallit olivat:

*Topografiamalli= TPI 30 + rinnejyrkkyys*

*Pensasmalli= Topografia + dominantin pensaan korkeus*

*Täysmalli= Topografia + pensas + orgaanisen kerroksen paksuuden ero  
+ avoimen alan kivisyys*

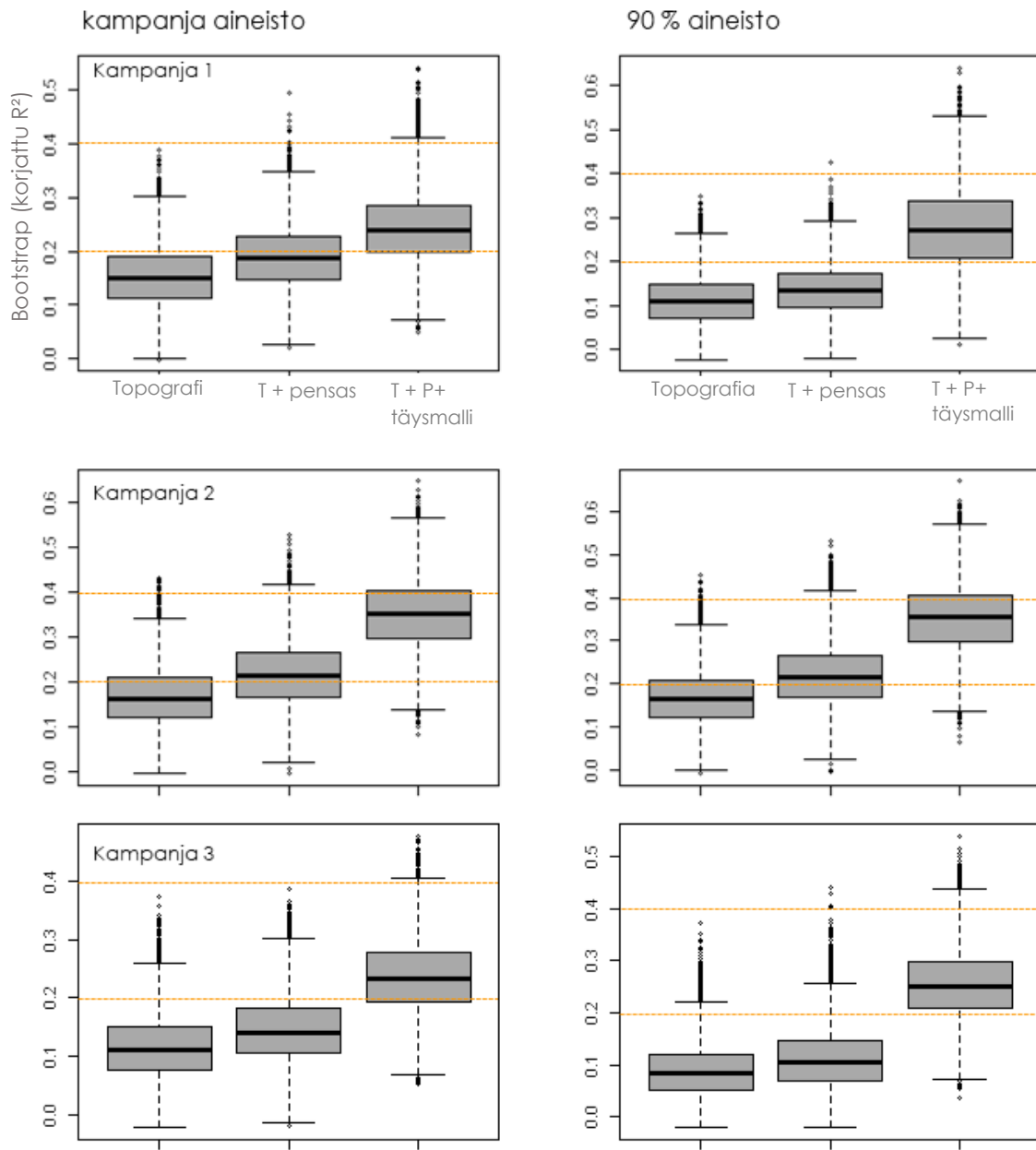
Suhteellista eroa mallinnettaessa orgaanisen kerroksen paksuuden ero ei ilmennyt tilastollisesti merkitsevästä muuttujana ja se jätettiin täysmallista mallista pois. Muuten mallien tilastollisesti merkitsevät muuttujat pysyivät samoina:

*Topografiamalli= TPI 30 + rinnejyrkkyys*

*Pensasmalli= Topografia + dominantin pensaan korkeus*

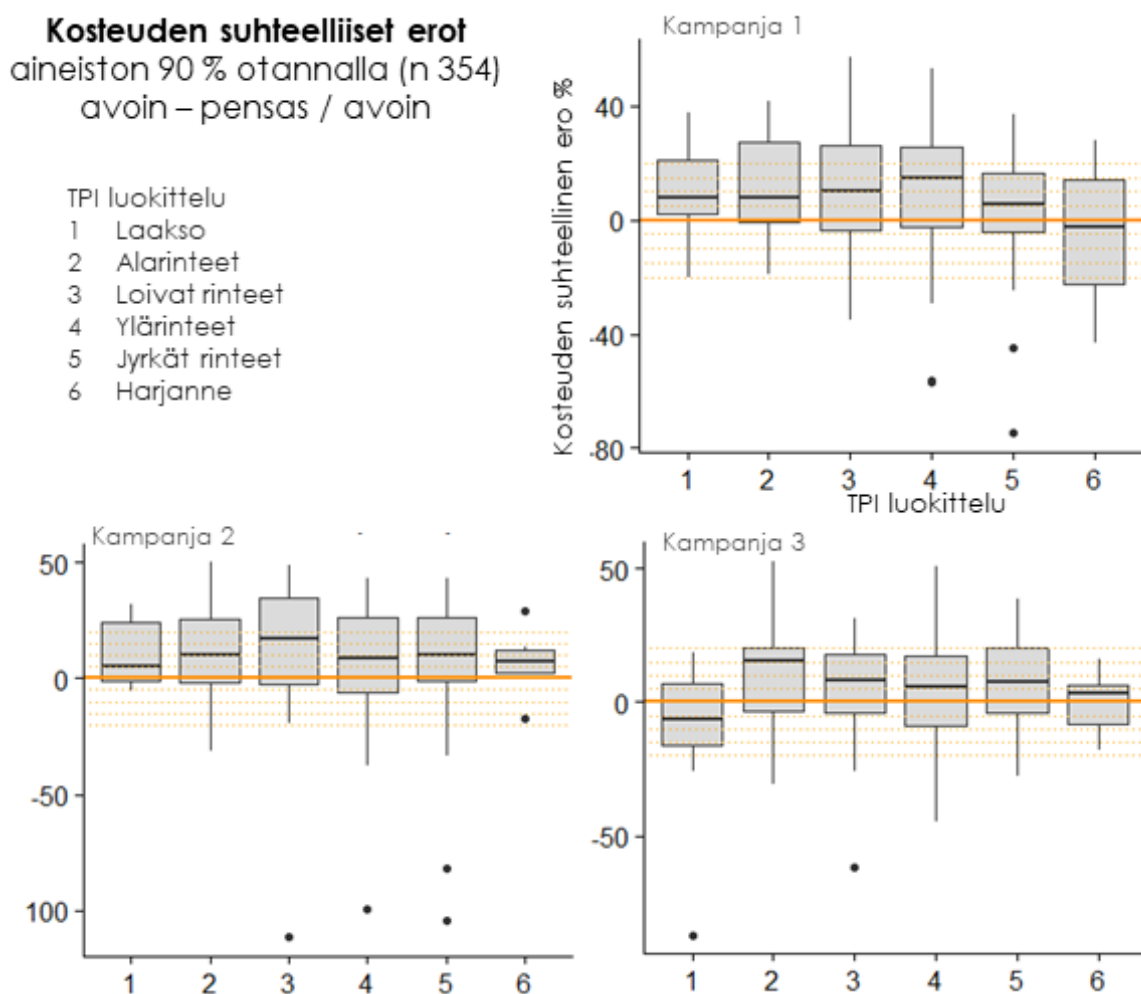
*Täysmalli= Topografia + pensas + avoimen alan kivisyys*

Topografia- ja pensasmalleilla saatiin selitettyä noin 15 – 20 % sekä absoluuttisten että suhteellisten arvojen vaihtelusta ja mallit antavatkin karkean arvion eri muuttujien merkityksestä eroon suuruudelle ( Kuva 22 ja Liite 14). Merkittävin eroa selittänyt pensasmuuttuja oli dominanttien pensaiden maksimikorkeus. Suhteellista eroa tarkasteltaessa maaperämuuttujien selityskyky on hieman heikompi kuin absoluuttisen eron kohdalla (Liite 14). Topografiamallit selittivät eroa lähes identtisesti pensasmallin kanssa ja kirjallisuuden perusteella kosteuteen vaikuttaa erityisesti mesotopografinen vaihtelu. Huomattava osa kosteuden vaihtelusta jäi kuitenkin malleissa selittämättä.



Kuva 22. Kosteuden absoluuttista erotuksen mallien selitysaste topografiamallissa, pensasmallissa sekä täysmallissa. Oransseilla katkoviivoilla on korostettu 0.2 ja 0.4 raja-arvot. Pensasmalli selitti absoluuttista erotusta vain hieman topografiamallia paremmin. Sen sijaan maaperämuuttujien lisääminen paransi mallien selityskykyä ja parannus erottuu vielä selvemmin 90 % aineiston tarkastelussa. Mallit selittivät eniten vaihtelusta kampanjan 2 ja vähiten kampanjan 3 kohdalla. Aineiston 90 % tarkastelu tuotti lähes saman tuloksen kuin täyden aineiston tarkastelu. Kaikkien mallien hajonta on kuitenkin huomattavan suurta. Mallit selittivät lähes yhtä paljon vaihtelua tarkasteltaessa absoluuttista ja suhteellista aineistoa sekä 90 % aineistolla (Liite 14).

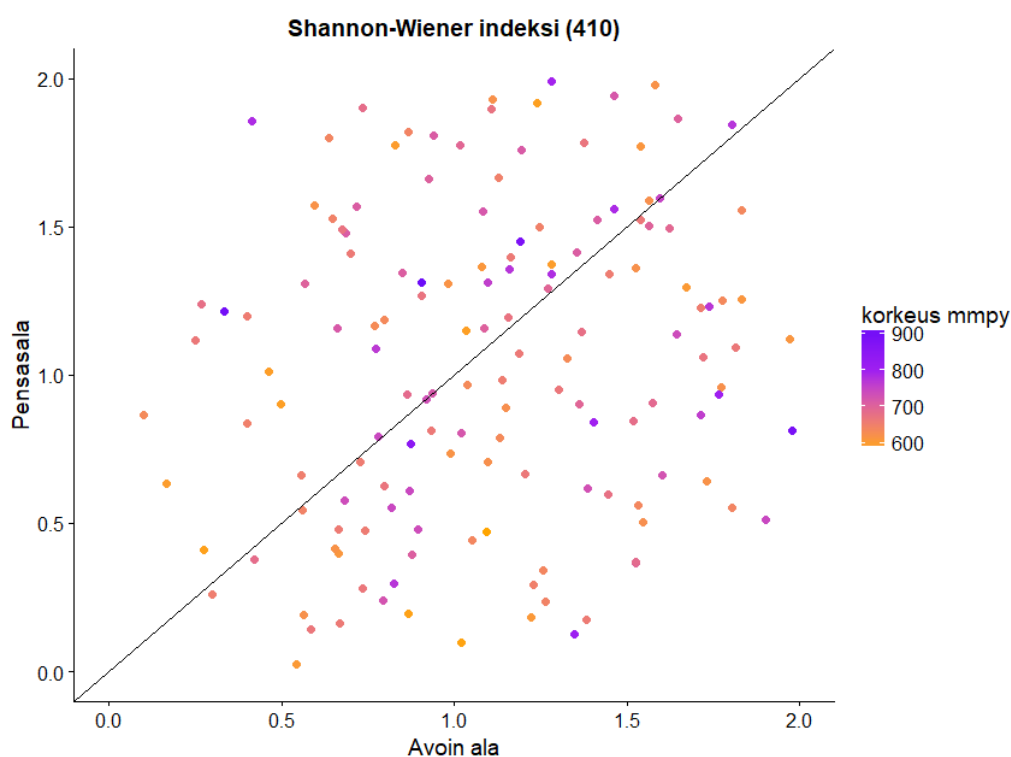
Kosteuden suhteellisia eroja tarkasteltiin lisäksi suhteessa TPI 30 m luokitteluun kaikilla kolmella kampanjalla 90 % aineistolla. Kosteus vaihtelee topografisten luokkien sisällä kasvukauden eri vaiheissa ja pensasruudut ovat pääosin kuivempia kuin avoimet ruudut. Kasvukauden alussa pensasruudut ovat kuitenkin harjanteilla keskimäärin yhtä kosteita tai hieman kosteampia kuin avoimet ruudut. Suhteellisen eron muutos on suurinta laaksoissa, joissa avoin ruutu on kuivunut nopeammin kuin pensasruutu pienentäen suhteellista eroa. Kasvukauden loppua kohden erot tasaantuvat ja pensasruudut ovat keskimäärin noin 5 % kuivempia (Kuva 23).



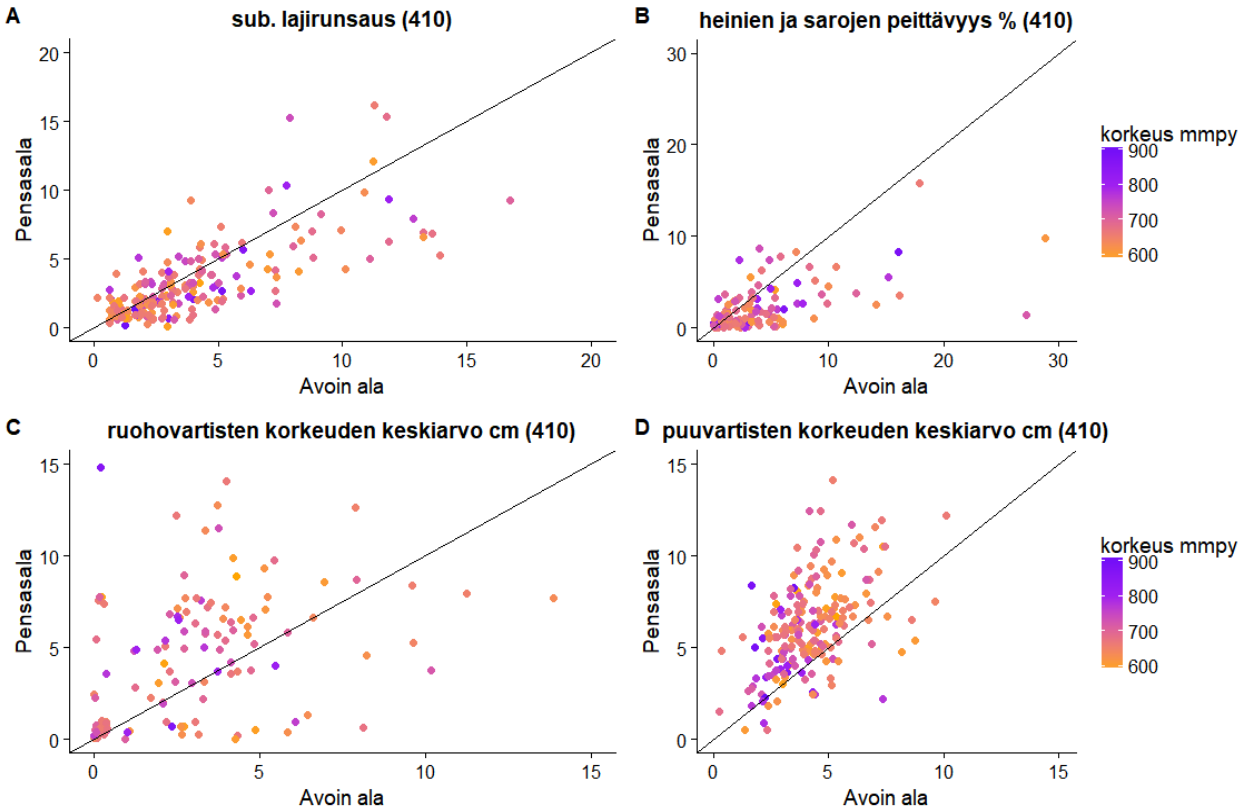
Kuva 23. Maaperän kosteuden suhteellisen eron jakautuminen eri rinne luokissa tilastollisesti merkitsevällä TPI 30 m luokittelulla kolmena hetkenä kasvukaudella alussa, keskellä ja lopussa. Oransseilla katkoviivoilla on ilmoitettu 5 %-yksikön välit 20 %-prosenttiyksikköön asti. Pensasruudut ovat pääsääntöisesti kuivempia kuin avoimet ruudut. Poikkeuksena trendiin ovat ensimmäisen kampanjan aikana esiintyneet yhtä kosteat tai hieman kosteamat ruudut harjanteilla sekä kasvukauden lopussa esiintynyt laaksojen kosteuserojen muutos.

#### 8.4 Kasvillisuuden havaitut muutokset

Muiden lajien esiintyminen avoimella tundralla oli Shannon–Wiener-indeksin perusteella noin 6 % epätasaisempaa, kun tarkastelusta poistettiin dominantit pensaslajit (avoin tundra 1,23 ja pensasala 1,16) (Kuva 24). Molemmilla aloilla kuitenkin indeksin arvo on korkea ja dominantteja lajeja esiintyy. Absoluuttista lajirunsautta tarkasteltaessa sub.-lajirunsaus oli avoimella tundralla korkeampi (ka 3.8, pensasalat ka 3.2). Aineistossa on kuitenkin paljon hajontaa ja pensasruuduilla on joissakin olosuhteissa huomattavasti enemmän lajeja kuin avoimilla ruuduilla (kuva 24).



Kuva 24. Shannow-Wiener indeksin perusteella pensasaloilla lajit esiintyvät tasaisemmin hieman useammin kuin avoimella tundralla, mutta pensailla ei keskimäärin ole juurikaan vaikutusta biodiversiteettiin. Aineistossa ei kuitenkaan ole havaittavissa selkeää trendiä pensaiden vaikutuksesta lajien tasaiseen esiintyvyyteen tai biodiversiteettiin vaan hajonta ja vaihtelu on suurta molemmilla ruuduilla.



Kuva 25. Parittaisten tutkimusruutujen kasvillisuusmuuttujien absoluuttisten arvojen ero. Tarkastelussa on huomioitu merkittävän parittaisuuden muuttujat. Lajirunsaus osoittautui avoimilla ruuduilla keskiarvoisesti hieman korkeammaksi kuin pensasruuduilla hajonnan ollessa kuitenkin suurta (A). Heinien ja sarojen peittävyyden eron keskiarvo oli noin 1.47 yksikköä. Suhteellisessa tarkastelussa mediaani oli noin 66 % korkeampi avoimilla ruuduilla (B, C). Pensasruuduissa ruohovartiset ja puuvartiset kasvit olivat selkeästi korkeampia kuin avoimilla ruuduilla (D). Korkeus m mpy tarkoittaa korkeutta merenpinnasta metreinä.

Heinämäisten kasvien peittävyys oli pääsääntöisesti korkeampi avoimella tundralla ja pensasruuduilla peittävyys oli alle 10 % kaikissa kasvuympäristöissä (Kuva 13). Ruohovartisen ja puuvartisten kasvien kohdalla pensaat vaikuttivat etenkin kasvien korkeuteen. Erityisen selkeä efekti on muiden kuin dominantin pensaan puuvartisten lajien korkeudessa, joka oli keskimäärin 2 cm korkeampi kuin avoimen ruudun yksilöillä. Kasvillisuusmuuttujille pensaiden peittävyys ja puuvartisten lajien korkeudelle dominanttien pensaiden peittävyys osoittautuivat GAM-mallien perusteella merkittävimmit selittäviksi tekijöiksi. Topografiamuuttujat sen sijaan eivät olleet tilastollisesti merkitseviä selittäviä tekijöitä. Täysmallissa orgaanisen kerroksen paksuus oli sub.-lajirunsaudelle, ruohovartisten korkeudelle ja puuvartisen korkeudelle merkitsevä muuttuja.



Heinien ja sarojen peittävyiden erolle taas avoimen ruudun maaperän kosteus oli merkitsevä selittävä tekijä.

## 9 KESKUSTELU

Pensasruutujen maaperä oli kasvukauden alussa keskimäärin  $0.8^{\circ}\text{C}$  astetta viileämpi kuin avoimen tundran ja tasoittui kasvukauden loppua kohden. Tulos on saman suuntainen muiden tutkimusten kanssa, joissa korkeiden pensaiden lämpötilaerot olivat noin  $1\text{--}2^{\circ}\text{C}$  (Myers-Smith 2011; Paradis *et al.*, 2016). Asetelma kuvaa matalien pensaiden vaikutusta vuorokauden keskimääräiseen maaperän lämpötilaan kasvukaudella ympäristöoloiltaan voimakkaasti vaihtelevassa maisemassa. Yli 15 cm korkeiden pensaiden latvuspeiton jokainen 10 % -yksikön lisäys laskee maaperän lämpötilaa keskimäärin  $0.1^{\circ}\text{C}$ . Jo pienikin matalien pensaiden latvuspinta-alan lisäys saattaa laskea maaperän lämpötilaa kasvukaudella maisematasolla, mutta mallin selitysaste oli hyvin matala.

Matalista selitysasteista huolimatta parittaisten ruutujen ero on selkeä. Pensaiden latvuspeittävyttä voidaan mahdollisesti käyttää apuna maaperän lämpötilan kaukokartoituksessa ja siten parantaa laajoja maantieteellisiä alueita kattavien kasvillisuus ja ympäristömallien toimivuutta. Maaperämuuttujien ja etenkin maaperän lämpötilan huomioimisella on osoitettu olevan vaikutus esimerkiksi biodiversiteetin ja hiilivarastojen arviointiin kaukokartoituksen avulla (Cahoon *et al.*, 2012; Gholizadeh *et al.*, 2018; Mikola *et al.*, 2018). Alavalla kostealla tundralla sammalten viilentävän vaikutuksen on osoitettu olevan putkilokasveja suurempi (Paradis *et al.*, 2016; Mikola *et al.*, 2018). Topografialtaan ja kasvillisuudeltaan voimakkaasti vaihtelevassa ympäristössä sammalpeite ei kuitenkaan ollut tilastollisesti merkitsevä lämpötilaeroa selittävä tekijä ja sammalen peittävyys oli keskimäärin korkeampi avoimella tundralla kuin pensaiden dominoimalla tundralla. Tulos korostaa vuorovaikutussuhteiden moninaisuutta ja vaihtelua topografialtaan erilaisissa ympäristöissä, jossa kosteus vaihtelee eri tavoin. Vuoristoisilla alueilla pensaiden vaikutus maaperän lämpötilaan on huomattava ja niiden tarkempaa soveltumista lämpötilan proksiaineistoksi tulisi tutkia.

GAM:n ja lineaarisen regression perusteella pensaat selittivät monimuuttujamallissa noin 5–7 % maaperän lämpötilaerojen vaihtelusta. Vuorokauden aikainen vaihtelu lämpötilaerossa ja kasvupaikkojen väliset erot ovat todennäköisesti osittain syynä matalalle selitysasteelle ja kasvukauden loppua kohden tasoittuneille eroille. Lämpötilaerot kasvoivat päivän aikana (Liite 9), minkä vuoksi etenkin aamulla mitatut lämpötilaerot olivat suhteessa matalampia. Viimeisen lämpötilakampanjan aikana oli myös pilvisempi sää. Tutkimuksissa ei havaittu maaperämuuttujien osalta merkittävää parittaisuutta vertailtavien tutkimusruutujen välillä, mutta tutkimusalojen välillä ominaisuudet vaihtelevat, mikä osin selittää pienempiä keskimääräisiä lämpötilaeroja. Maaperän ominaisuudet, kuten raekoko ja orgaanisen kerroksen paksuus, vaikuttavat lämpötilan vaihtelun nopeuteen muuttuvan ominaislämpökapasiteetin vuoksi (Aalto *et al.*, 2013; Mikola *et al.*, 2018) ja siten vuorokauden aikaiseen lämpötilaerojen kehitykseen. Lisäksi maaperän kosteus selittää noin 15 % lämpötilan vaihtelusta ja kosteudella on negatiivinen korrelaatio lämpötilan kanssa. Vuorokauden ajan mukaan tasaantuvien lämpötilojen vuoksi pensaiden viilentävä vaikutus on mahdollisesti vielä voimakkaampi päivän lämpösumman ollessa korkeimmillaan. Pensasruutu oli toisinaan 2 – 4 °C astetta viileämpi kuivissa ympäristöissä, joissa avoimen ruudun kosteus ei hidasta lämpötilanmuutoksia.

Maaperän kosteuden vaihtelu oli maisemassa huomattavaa, ja pensasruudut osoittautuivat keskimäärin noin 5 – 6 % kuivemmiksi kuin avoimet ruudut. Keskiarvoa laski vaihtelu, jossa pensaat olivat toisinaan myös kosteampi kuin avoin tundra. Kosteuserot tasaantuivat kasvukauden loppua kohden hieman. Kosteus on hyvin kompleksinen muuttuja (Parker 1986; Kemppinen *et al.*, 2018; Radula *et al.*, 2018) ja pensasmallilla saatiin parhaimmillaan selitettyä vain 15–20 % alojen välisestä kosteuserosta, josta pensaiden vaikutus oli noin 5 %. Efektin suuruus on kuitenkin saman suuntainen kuin yleisesti kasvillisuudella havaittu vaikutus maaperän kosteuteen (Aalto *et al.*, 2013). Parhaiten pensasmuuttujista kosteuden suhteellista ja absoluuttista eroa selitti dominanttien pensaiden maksimi korkeus. Korkeat ja suurikokoiset pensaat haihduttavat todennäköisesti avointa tundraa enemmän, mikä saattaa osin selittää kuivemman maaperän (Cahoon *et al.*, 2012; Myers-Smith & Hik 2013; He 2014).

Korkeampi kosteus korreloi myös yleisesti rehevämmän kasvillisuuden kanssa. Pensaiden korkeus ilmeneekin etenkin absoluuttista kosteuseroa selittävänä muuttujana, vaikka pensas on

vuorovaikutussuhteessa todennäköisemmin vaste yleiselle kosteudelle. Absoluuttista kosteuden erotusta tarkasteltaessa tutkimusalan yleinen kosteus vaikuttaa merkittävästi eron suuruuteen, minkä vuoksi käytetty suhteellinen ero kuvaa vertailukelpoisemmin alojen välistä poikkeamaa. Kaksisuuntaista vuorovaikutussudetta (Martin *et al.*, 2017) ja pensaiden kosteusrajoittuneisuutta pyrittiin sulkemaan pois valitsemalla vain avoimia ruutuja, joiden kosteus oli sama tai matalampi kuin kosteimman pensasruudun kosteus. Lisäksi käyttämällä suhteellista tarkastelua pyrittiin poistamaan muuttujan kasvun aiheuttama eron nousu. On kuitenkin mahdollista, että havaitut erot kosteudessa selittyvät osittain silti pensaiden taipumuksella suosia keskikosteita elinympäristöjä ja välttää gradientin molempia ääripäitä (Zhang *et al.*, 2013; Van Der Kolk *et al.*, 2016). Tutkimuksessa ei huomioitu poikkeavien kosteusolojen mahdollisuutta tai eri pensaiden erilaisia kosteuspreferenssejä. Kosteuseroissa ei tosin havaittu merkittävää poikkeamaa tarkasteltaessa *Betula*- tai *Juniperus*-sukujen dominoimia aloja erikseen.

Topografiset muuttujat vaikuttavat kosteuden jakautumiseen (Aalto *et al.*, 2013; Kemppinen *et al.*, 2018; Radula *et al.*, 2018). Sekä monimuuttujamallissa että itsenäisesti tilastollisesti merkitsevä paikallinen 30 metrin TPI ja rinteiden jyrkkyys selittivät maaperän kosteuden eroa topografisista muuttujista parhaiten. TPI huomioi luokittelussa rinteiden jyrkkyyden vain osissa luokissa (Taulukko 2), minkä vuoksi muuttujien multikollineaarisuutta ei pidetty suurena ongelmana. Avoin tundra oli kosteampi etenkin rinteiden alaosissa, laaksoissa ja loivilla rinteillä kosteuserojen tasaantuessa jyrkemmillä- ja ylärinteillä. Pensasruudut olivat osassa tutkimusaloista kuitenkin merkittävästi kosteampia, kuin avoimet ruudut ja poikkeamat ilmenivät kasvukauden alussa pääasiassa harjanteilla. Poikkeamaa saattaa selittää pensaiden sekä ylipäätään rehevämmän kasvillisuuden kyky pidättää avointa tundraa paremmin kosteutta verrattuna lähes paljaaseen maahan, jota karuimmilla kasvupaikoilla esiintyy (Kuva 13). Vastoin keskimääräistä tilannetta kosteuden ja lämpötilan takaisinkytkennän vuoksi etenkin kuivemmillä alueilla nopeampi lämpötilan nousu avoimella tundralla voi johtaa suurempaan evaporaatioon ja siten positiivisen takaisinkytkennän kautta kiihdyttää maaperän kuivumista (Cahoon *et al.*, 2012; Liancourt *et al.*, 2012), kuten myös lämpimissä ilmastoissa on havaittu (Pariante, 2000).

Mesotopografian vaikutus heikkeni kasvukaudella ja muina mittausaikoina pensaat olivat johdonmukaisemmin kuivempia tai yhtä kosteita kuin avoin tundra. Myös aikaisemmissa

tutkimuksissa pensaiden vaikutus kosteuteen on vaihdellut (DeMarco *et al.*, 2011; Cahoon *et al.*, 2012; Myers-Smith & Hik, 2013). Vaihtelu voi mahdollisesti olla seurausta kasvukauden mukaan vaihtelevista kosteusoloista rinteiden eri osissa tai kosteusmittausten haasteista, kuten mittaussyvyyden hienoisesta vaihtelusta. Aineisto kattoi vain muutamia harjanteita ja havaintojen todentamiseksi tarvitaan lisää tutkimusta, jossa avoimen ja pensastundran kosteusoloja seurataan jatkuvasti rinteiden eri osissa kasvukauden aikana rinteiden eri osissa. Tulokset korostavat pensastumisen ajaman maaperän kosteuden temporaalisen vaihtelun huomioimisen tärkeyttä ja lisätutkimuksen tarvetta. Pensasyhteisössä kosteuden vaihtelun on myös ehdotettu liittyvän pensaiden sukkession vaiheisiin (Tape *et al.*, 2012), jota ei huomioitu tässä. Maaperän lämpötilan ja kosteuden interaktio sekä pensaiden kokonaisvaikutus mikroilmastoon on tärkeä ymmärtää, koska mikroilmastollisten olosuhteiden ennustetaan olevan merkittävä arktisen hiilen kierron taseen määrittäjä ilmastonmuutoksen edetessä (Cahoon *et al.*, 2012). Pensaiden vaikutus hiilitaseeseen riippuu maaperän lämpötilasta ja viileässä maaperässä pensaat voivat toimia hiilinieluna.

Pensaat laskivat muiden lajien diversiteettiä noin 6 % (muut kuin dominantit pensaat) ja absoluuttista muiden kuin pensaiksi (yli 15 cm korkeiden) määriteltyjen lajien runsautta noin yhdellä lajilla (myös Pajunen *et al.*, 2011; Brandt *et al.*, 2013). Matalan lajirunsauden alueella yhdenkin lajin katoaminen voi olla ekosysteemissä merkittävä (Radula *et al.*, 2018). Shannon-Wiener indeksin, kokonaislajirunsauden ja muiden kuin pensaslajien runsauden edestakainen vaihtelu on mahdollisesti seurausta suhteessa ympäristöoloihin vaihtuvasta vaikutuksesta (ks. esim. Myers-Smith *et al.*, 2011; Mod & Luoto 2016). Boreaaliset- ja arktiset lajit reagoivat pensaiden muuttamaan ympäristöön eri tavoin ja pensaiden vaikutus vaihtelee positiivisesta negatiiviseen suhteessa ympäristögradientteihin ja lajiyhteisöön, mikä todennäköisesti selittää havaittua vaihtelua biodiversiteetissä. Pensaat mahdollistavat etenkin boreaalisten lajien esiintymisen korkeammalla ja yhteisön lajien vaihtuminen on huomattavaa pensastuneilla aloilla. (Mod & Luoto 2016.)

Pensaiden alle syntyy etenkin maaperän lämpötilan osilta pienilmastollisesti poikkeavia saarekkeita. Pensaiden mahdollinen jyrkillä rinteillä havaittu kosteutta pidättävä vaikutus voi myös osin vaikuttaa kasvuolosuhteiden suotuisuuteen ja mahdollistaa tasaisemman biodiversiteetin.

Yleisesti mahdollisuus selvittää ajoittaisesta kuivuudesta on kasvillisuudelle elinvoimaisuuden kannalta merkittävämpää, kuin tilapäiset kosteusjaksot (Raduła *et al.*, 2018), ja siksi pienikin pensaiden efekti voi olla merkittävä. Lisäksi pensailla on havaittu merkittävät talviolosuhteita muuttava vaikutus (Myers-Smith *et al.*, 2011). Pensassaarekkeet ylläpitävät tietyille lajeille riittävän suotuisia oloja muiden olosuhteiden ollessa epäsuotuisat (Roux *et al.*, 2013b). Tämä vaikuttaa myös kasvien kuivuus-, kosteus- tai kylmyysstressiin aikana karummilla kasvupaikoilla. Tutkimalla pensaiden vaikutusta kasvillisuuteen voisi saada mielenkiintoisia tuloksia lähestymällä aihetta lajiyhteisön rakenteen näkökulmasta maisematasolla. Lisäksi olisi tärkeää tarkastella, kuinka pensaat vaikuttavat boreaalisten lajien leviämiseen yhä pohjoisemmaksi. Yhteisörakennetta voidaan mallintaa maisematasolla käyttäen esimerkiksi alueellisia lajiyhteisömalleja (*community-level models*), joiden avulla tarkastellaan samanaikaisesti sekä lajiyhteisön että yksittäisten lajien vastetta ympäristömuuttujiin. Mallit tunnistavat rajoitetusti myös muuttujien välisiä interaktioita, mikä voi vaikuttaa tuloksiin. (Nieto-Lugilde *et al.*, 2018.)

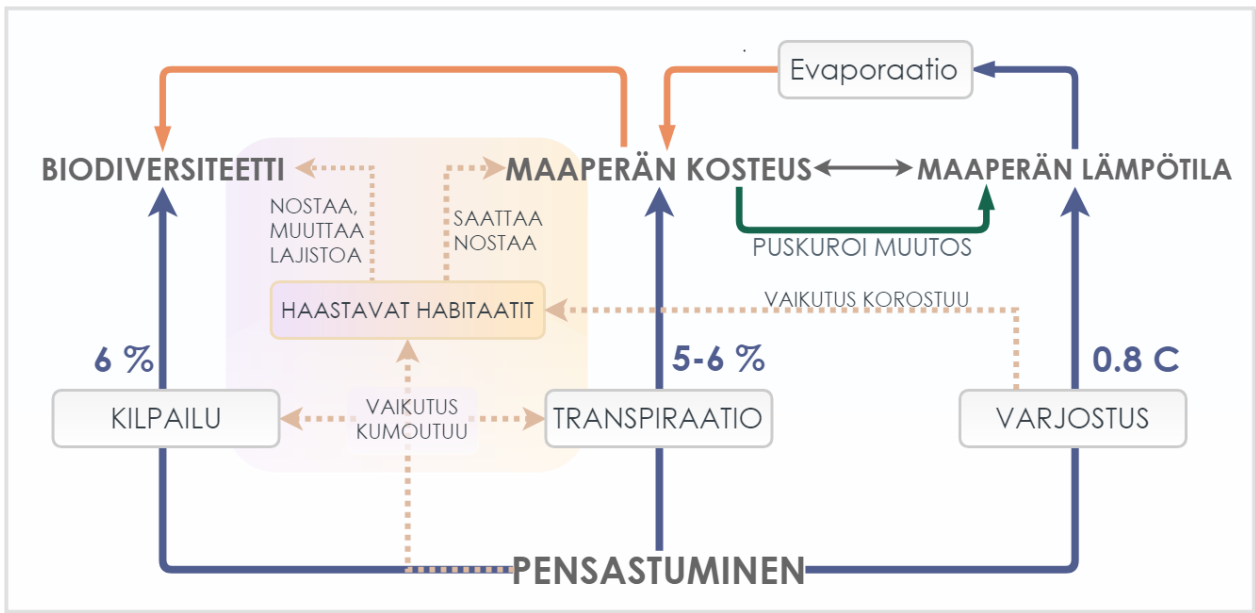
Pensaiden vaikutus muuhun kasvillisuuteen näkyi lisäksi funktionaalisten ryhmien ominaisuuksissa. Etenkin ruoho- ja puuvartiset kasvit kasvavat pensaiden alla korkeammiksi, mikä on etenkin ruohovartisten kohdalla todennäköisesti seurausta valokilpailusta (Myers-Smith *et al.*, 2011; Mod *et al.*, 2014). Kuitenkin suurten pensaiden tarjoama fasilitaatio boreaalisille varvuille saattaa selittää puuvartisten lajien korkeamman korkeuden paremmin kuin valokilpailu. Kenttähavaintojen perusteella etenkin ylärinteillä varvut kasvoivat huomattavasti suurempina, vihreämpinä ja runsaampina niiden kasvaessa pensaiden alla suojassa sääolosuhteiden äärevyydeltä (ks. myös Pajunen *et al.*, 2011; Blok *et al.*, 2015). Fasilitaatio ei kuitenkaan ollut tarkastelun kohteena, mutta varpujen elinvoimaisuutta tulisi havainnoida laajemmin, esimerkiksi marjojen määrää kartoittamalla. Pensastumisen etenemisen ja vaikutusten ennustamisen kannalta on kuitenkin huomattavaa, jos korkeammat pensaat mahdollistavat runsaamman varpujen ja matalien pensaiden kasvun.

Tulokset ovat kontrolloidun asetelman vuoksi kohtuullisen luotettavia ja alueella esiintyvien matalien pensaiden efektiä ei ole vastaavassa laajuudessa aikaisemmin tutkittu. Tutkimuksessa katettiin laajoja ympäristögradientteja, minkä vuoksi tuloksia voidaan pitää yleistettävänä havaintoina arktis-alpiinisen tundran alueilla. Tutkimuksen keskeinen haaste oli

vuorovaikutussuhteiden suunnan kontrolloiminen ja monimutkaisten vasteiden käsittelyssä todellisten selittävien tekijöiden tunnistaminen. Vaikka käytetyissä malleissa pensasmuuttujat selittivät vain pienen osan kaikkien vasteiden havaitusta vaihtelusta ja kaikkia selittäviä tekijöitä ei tunnistettu, oli pensaiden läsnäolo kuitenkin tilastollisesti merkitsevä selittäjä kaikille vasteille. Lämpötilaa lukuun ottamatta, tuloksissa esiintyi huomattavaa vaihtelua, jota ei selittänyt tutkitut pensas tai ympäristömuuttujat. Havaittu lajirunsaus oli alueen tunnettuun lajimäärän maltillinen ja selittyy osittain käytetystä sukutason lajinmäärityksestä (*Calamagrostis*- & *Viola*-suvut) sekä käytetystä 160 cm<sup>2</sup> näytealasta. Etenkin maaperän kosteus on haasteellinen muuttuja tutkia ja siihen vaikuttavien muuttujien tarkasteleminen on haastavaa monimutkaisten vuorovaikutusten verkon vuoksi.

## 10 JOHTOPÄÄTÖKSET

Pensaat vaikuttavat kokonaisuudessa tasaavan ympäristömuuttujien vuodenaikaista ja toisaalta lyhytaikaista vaihtelua sekä topografian vaikutusta kasvillisuuteen (Kuva 27). Pensastundran ja avoimen tundran välillä pystyttiin osoittamaan selkeä ero etenkin maaperän lämpötilan osalta sekä suhde lämpötilan laskun ja pensaiden peittävyys välillä. Pensaat viilentävät maaperää kesällä hidastaen vuorokaudenaikaista lämpötilan vaihtelua maaperän lämpötilassa ja toisaalta taas talvella ne lämmittävät maaperää huomattavasti (Myers-Smith *et al.*, 2011). Maaperän kosteus oli hieman matalampi pensasruuduissa, mutta kosteuteen vaikutti myös mahdollisesti topografinen sijainti. Pensaat kuivattavat maaperää kosteilla alueilla ja toisaalta sitovat kosteutta kuivumiselle herkillä kasvupaikoilla, mutta lisää tutkimusta tarvitaan tämän ajankohtaisen ja monimutkaisten ilmiön ymmärtämiseksi. Pensaiden vaikutus lajirunsauteen ja biodiversiteettiin on maisematasolla vähäinen ja toisaalta hienommalla mittakaavatasolla voimakkaasti vaihteleva, sillä pensaat muodostavat mikroilmastollisesti poikkeavia kasvupaikkoja. Mikroilmastollinen vaihtelu mahdollistaa lajien selviämisen karuissa oloissa, ja lisääntynyt kilpailu voi johtaa arktisten lajien vähenemiseen niille suotuisilla kasvupaikoilla.



Kuva 26. Kasvukaudella pensastuminen pääsääntöisesti laskee maisematasolla biodiversiteettiä sekä maaperän kosteutta ja lämpötilaa (siniset nuolet, negatiivinen vaikutus). Maaperän kosteutta ja biodiversiteettiä lisäävien takaisinkytkentöjen (oranssit nuolet, positiivinen vaikutus) kautta pensastumisen vaikutus tasaa paikallisesti ympäristömuuttujien vaihtelua sekä hidastaa (vihreä nuoli, puskuroiva vaikutus) esimerkiksi maaperän lämpötilan muutoksia. Topografiset ja maaperään liittyvät tekijät aiheuttavat maisematason sisäistä vaihtelua (katkoviivat) etenkin haastavissa habitaateissa. Näillä kasvupaikoilla pensaiden latvuksen varjostava ja suojaava efekti korostuu kumoten todennäköisesti osittain kilpailun ja kohonneen transpiraation vaikutusta. Verrattuna karuun avoimeen tundraan pensaasat tarjoavat paikallisesti suotuisampia kasvupaikkoja, jolloin pensaiden läsnäolo vaikuttaa positiivisesti biodiversiteettiin ja mahdollisesti myös ylläpitää kosteampaa maaperää puskuroimalla lämpötilan muutoksia maaperässä vähentäen haihduntaa.

Arktis-alpiinisella tundralla pensailla voi olla merkittävä rooli ilmaston lämpenemisen aiheuttamien ympäristöolosuhteiden muutosten tasaajana, mutta toisaalta myös esimerkiksi kasvillisuuden muutosten kiihdyttäjänä. Pensastumisen vaikutus abioottiseen luontoon on merkittävä suorien vuorovaikutussuhteiden takia sekä varjostavan vaikutuksen ja maaperän lämpötilan laskun interaktioiden kautta. Pensastumisen abioottiset muutokset vaikuttavat ekosysteemin keskeisiin kiertoihin, kuten maaperän hiilen kiertoon, ja siksi vuorovaikutusten tunteminen on keskeisessä asemassa ilmastonmuutoksen seurausten ennustamisessa. Pensaiden latvuspeiton suhde viileämpään maaperään voi vuoristoisella tundralla mahdollistaa tarkempien kaukokartoitukseen perustuvien ilmastonmuutoksen vaikutuksia ennustavien mallien kehitykseen ja sen potentiaalia tulisi tutkia.



## 11 KIITOKSET

Kiitän Societas pro Fauna et Flora Fennicaa sekä Helsingin yliopistojen rahastojen Matematiikan ja luonnontieteiden rahaston hoitokuntaa tämän pro gradu -tutkielman rahoittamisesta.

Haluan kiittää lämpimästi Professori Miska Luotoa ja FM Julia Kemppistä erinomaisesta tutkielman ohjaamisesta koko prosessin aikana. Kiitos myös BioGeoClimate Modelling Lab -tutkimusryhmän FM Konsta Happoselle, FM Pekka Niittyselle, FM Henri Riihimäelle ja FT Juha Aallolle osallistumisestansa pro gradu -tutkielmani ohjaamiseen ja monista hyvistä neuvoista. Lisäksi haluan kiittää kosteuskampanjoihin osallistuneita Aino-Maija Määttästä, Mitro Mülleria sekä Outi Seppälää, ja aineiston käsittelyssä auttanutta Johannes Nymania.

Lopuksi haluan kiittää vielä BioGeoClimate Modelling Lab -ryhmän FM Anna-Maria Virkkalaa, joka inspiroi minua tämän tutkielman teossa ja matkalla Helsingin yöelämään antoi alkusysäyksen projektille.

## 12 KIRJALLISUUS

- Aalto, J., le Roux, P. & Luoto, M. (2013). Vegetation mediates soil temperature and moisture in arctic-alpine environments. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 45:4, s 429-439. Institute of Arctic and Alpine Research (INSTAAR), University of Colorado.  
<http://dx.doi.org/10.1657/1938-4246-45.4.429>
- American Meteorological society (2018). Available soil moisture. *Glossary of Meteorology*.  
luettu 27.5.2018. [http://glossary.ametsoc.org/wiki/Main\\_Page](http://glossary.ametsoc.org/wiki/Main_Page)
- Arbogast, A., G. Goldsmith, (2007). *Discovering physical geography*. 1. p. 623 s. John Wiley Sons. Hoboken.
- ArcMap (2018). Spatial Statistics toolbox: Incremental Spatial Autocorrelation. Luettu: 17.02.2018. <http://desktop.arcgis.com/en/arcmap/10.3/tools/spatial-statistics-toolbox/incremental-spatial-autocorrelation.htm>
- Asbjornsen, H., Goldsmith, G. R., Alvarado-Barrientos, M. S., Rebel, K., Van Osch, F. P., Rietkerk, M., ... Dawson, T. E. (2011). Ecohydrological advances and applications in plantwater relations research: A review. *Journal of Plant Ecology*. 4:1-2, s 3-22.  
<https://doi.org/10.1093/jpe/rtr005>
- Blok, D. Heijmans, M., Schaepman-Strub, G., Kononov, A., Maximov, T. & Berendse, F. (2010). Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra, *Global Change Biology*. <https://doi:10.1111/j.1365-2486.2009.02110.x>.
- Blok, D., Weijers, S., Welker, J. M., Cooper, E. J., Michelsen, A., Löffler, J., & Elberling, B. (2015). Deepened winter snow increases stem growth and alters stem  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in evergreen dwarf shrub *Cassiope tetragona* in high-arctic Svalbard tundra. *Environmental Research Letters*, 10:4. s 44008. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/10/4/044008>
- Bonfils, C. J. W., Phillips, T. J., Lawrence, D. M., Cameron-Smith, P., Riley, W. J., & Subin, Z. M. (2012). On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude

- climate. *Environmental Research Letters*, 7:1, 15503. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/015503>
- Brandt, J., Haynes M., Kuemmerle, T., Waller, D. & Redeloff, V. (2013). Regime shift on the roof of the world: Alpine meadows converting to shrublands in the southern Himalayas, *Biological Conservation*. <https://doi:10.1016/j.biocon.2012.07.026>.
- Bueno, C. G., Williamson, S. N., Barrio, I. C., Helgadottir, A., & HiK, D. S. (2016). Moss mediates the influence of shrub species on soil properties and processes in alpine tundra. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164143>
- Cahoon, S. M. P., Sullivan, P. F., Shaver, G. R., Welker, J. M., & Post, E. (2012). Interactions among shrub cover and the soil microclimate may determine future Arctic carbon budgets. *Ecology Letters*, 15:12, s 1415-1422. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.0186>
- Chapin, F. S. (1983). Direct and indirect effects of temperature on arctic plants. *Polar Biology*, 2:1, 47–52. <https://doi.org/10.1007/BF00258285>
- Christiansen, C., Lafreniere M., Henry, G. & Grogan, P. (2018). Long-term deepened snow promotes tundra evergreen shrub growth and summertime ecosystem net CO<sub>2</sub> gain but reduces soil carbon and nutrient pools, *Global Change Biology*. 1, s 1–18. <https://doi:10.1111/gcb.14084>.
- DeMarco, J., Mack, M. C. & Bret-Harte, M. S. (2011). The Effects of Snow, Soil Microenvironment, and Soil Organic Matter Quality on N Availability in Three Alaskan Arctic Plant Communities, *Ecosystems*. 14, s 804–817 doi: 10.1007/s10021-011-9447-5.
- DeMarco, J., Mack, M. C., & Bret-Harte, M. S. (2014). Effects of arctic shrub expansion on biophysical vs. biogeochemical drivers of litter decomposition. *Ecology*, 95:7, s 1861-1875. <https://doi.org/10.1890/13-2221.1>

- Gholizadeh, H. et al. (2018). Remote sensing of biodiversity: Soil correction and data dimension reduction methods improve assessment of  $\alpha$ -diversity (species richness) in prairie ecosystems, *Remote Sensing of Environment*. 206, s 240–253  
<https://doi:10.1016/j.rse.2017.12.014>.
- Greaves, H. E., Vierling, L., Eitel, J., Boelman, N., Magney, T., Prager, M. & Griffin, L. (2015). Estimating aboveground biomass and leaf area of low-stature Arctic shrubs with terrestrial LiDAR, *Remote Sensing of Environment*, 164, S. 26–35. [doi: 10.1016/j.rse.2015.02.023](https://doi.org/10.1016/j.rse.2015.02.023).
- Guisan, A., Edwards, T. C. & Hastie, T. (2002) Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecological Modelling* 157, s 89-100.
- Eugster, W., Rouse, W., Pielke R., McFadden, J., Baldocchi, D., Kittel, T., Chapin, F., Liston, G., Vidale, P., Vaganov, E., & Chambers, S. (2000). Land-atmosphere energy exchange in arctic tundra and boreal forest: available data and feedbacks to climate. *Global Change Biolog.* 6:1, s 84-115.
- He, Y. (2014). The Relationship between an Invasive Shrub and Soil Moisture: Seasonal Interactions and Spatially Covarying Relations. *ISPRS International Journal of GeoInformation*. 3, s 1139-1153. <https://doi.org/10.3390/ijgi3031139>
- Jenness, J., (2013). Land Facet Corridor Designer-laajennus, v. 1.2.884: Topographic Position Index -työkalu. ArcMap 10.3, 1. Jenness Enterprises
- Juszak, I., Erb, A. M., Maximov, T. C., & Schaepman-Strub, G. (2014). Arctic shrub effects on NDVI, summer albedo and soil shading. *Remote sensing of environment*, 153, s 79-89. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2014.07.02>
- Juszak, I., Eugster, W., Heijmans, M. M. P. D., & Schaepman-Strub, G. (2016). Contrasting radiation and soil heat fluxes in Arctic shrub and wet sedge tundra. *Biogeosciences*. 13, s 4049-4064. <https://doi.org/10.5194/bg-13-4049-2016>

- Kemppinen, J., Niittynen, P., Riihimäki, H. & Luoto, M. (2018). Modelling soil moisture in a high-latitude landscape using LiDAR and soil data. *Earth Surf. Process. Landforms*. 43, s 1019–1031. [doi: 10.1002/esp.4301](https://doi.org/10.1002/esp.4301).
- Van Der Kolk, H.-J., Heijmans M., van Huissteden, J., Pullens, J. & Berendse, F. (2016). Potential Arctic tundra vegetation shifts in response to changing temperature, precipitation and permafrost thaw, *Biogeosciences*, 13, s 6229–6245. [doi: 10.5194/bg-13-6229-2016](https://doi.org/10.5194/bg-13-6229-2016).
- Krab, E. J., Roennefarth, J., Becher, M., Blume-Werry, G., Keuper, F., Klaminder, J., Kreyling, J., Makoto, K., Milbau, A. & Dorrepaal, E. (2018). Winter warming effects on tundra shrub performance are species-specific and dependent on spring conditions, *Journal of Ecology*. 106:2, s 599–612. [doi: 10.1111/1365-2745.12872](https://doi.org/10.1111/1365-2745.12872).
- Liancourt, P., Sharkhuu, A., Ariuntsetseg, L., Boldgiv, B., Helliker, B. R., Plante, A. F., ... Casper, B. B. (2012). Temporal and spatial variation in how vegetation alters the soil moisture response to climate manipulation. *Plant and Soil*. 351, s 249–261. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0956-y>
- Liston, G. E., Mcfadden, J. P., Sturm, M., & Pielke, R. A. (2002). Modelled changes in arctic tundra snow, energy and moisture fluxes due to increased shrubs. *Global Change Biology* 8, s 17- 32. <https://doi.org/10.1046/j.1354-1013.2001.00416.x>
- Martin, A. C., Jeffers, E. S., Petrokofsky, G., Myers-Smith, I., & Macias-Fauria, M. (2017). Shrub growth and expansion in the Arctic tundra: an assessment of controlling factors using an evidence-based approach. *Environmental Research Letters*, 12:8, s 85007. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aa7989>
- McGuire, A. D., Anderson, L. G., Christensen, T. R., Dallimore, S., Guo, L., Hayes, D. J., ... Roulet, N. (2009). Sensitivity of the carbon cycle in the Arctic to climate change. *Ecological Monographs*, 79:4, s 523–555. <https://doi.org/10.1890/08-2025.1>

- Mikola, J. Virtanen, T., Linkosalmi, M., Vähä, E., Nyman, J., Postanogova, O., Räsänen A., Kotze, D., Laurila T., Juutinen, S., Kondratyev, V. & Aurela M. (2018). Spatial variation and linkages of soil and vegetation in the Siberian Arctic tundra – coupling field observations with remote sensing data. *Biogeosciences*, 15(9), s 2781–2801. doi: [10.5194/bg-15-2781-2018](https://doi.org/10.5194/bg-15-2781-2018).
- Mod, H. K., le Roux, P. C. & Luoto, M. (2014). Outcomes of biotic interactions are dependent on multiple environmental variables. *Journal of Vegetation Science*, 25:4, 1024–1032. <https://doi.org/10.1111/jvs.12148>
- Mod, H. K., Heikkinen, R. K., le Roux, P. C., Wisz, M. S., & Luoto, M. (2016). Impact of biotic interactions on biodiversity varies across a landscape. *Journal of Biogeography*, 43:2, s 2412–2423. <https://doi.org/10.1111/jbi.12794>
- Mod, H. K. & Luoto, M. (2016). Arctic shrubification mediates the impacts of warming climate on changes to tundra vegetation. *Environmental Research Letters*. IOP Publishing, 11:12, s 124028. doi: [10.1088/1748-9326/11/12/124028](https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/12/124028).
- Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T., Meiners, T., Müller, C., Obermaier, E., Prati D., Socher, S., Sonnemann, I., Wäschke, N., Wubet, T., Wurst, S. & Rillig, M. (2014). Choosing and using diversity indices: Insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and Evolution*, 4:18, s 3514–3524. doi: [10.1002/ece3.1155](https://doi.org/10.1002/ece3.1155).
- Myers-Smith, I. H., Forbes, B. C., Wilmking, M., Hallinger, M., Lantz, T., Blok, D., ... S, R. P. and B. (2011). Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 6:4, s 45509. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/6/4/045509>
- Myers-Smith, I.H. & Hik, D.S., 2013. Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics: An experimental test of tundra snow-shrub interactions. *Ecology and Evolution*. 3:11, s 3683-3700.

- Naito, A. T., & Cairns, D. M. (2011). Patterns and processes of global shrub expansion. *Progress in Physical Geography*. 35:4, s 423–442 <https://doi.org/10.1177/0309133311403538>
- Nieto-Lugilde, D., Maguire, K., Blois, J., Williams, J. & Fitzpatrick, M. (2018). Multiresponse algorithms for community-level modelling: Review of theory, applications, and comparison to species distribution models, *Methods in Ecology and Evolution*. 9:4, s 834–848. [doi: 10.1111/2041-210X.12936](https://doi.org/10.1111/2041-210X.12936).
- Niittynen, P. (2015). Arktis-alpiinen kasvillisuus ja maaperän kosteus. Julkaisemtan pro gradututkielma. s 142. Geotieteiden ja maantieteen laitos. Helsingin yliopisto
- Niskanen, A.K.J., Heikkinen, R.K., Väre, H., & Luoto, M. (2017). Drivers of highlatitude plant diversity hotspots and their congruence. *Biological Conservation* 212, s 288-299. [DOI: 10.1016/j.biocon.2017.06.019](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.019)
- Ovaskainen, O., Hottola, J. & Siitonen, J. (2010). Modeling species co-occurrence by multivariate logistic regression generates new hypotheses on fungal interactions, *Ecology*. 91:9, s 2514–2521. [doi: 10.1890/10-0173.1](https://doi.org/10.1890/10-0173.1).
- Pajunen, A. M., Oksanen, J. & Virtanen, R. (2011). Impact of shrub canopies on understorey vegetation in western Eurasian tundra, *Journal of Vegetation Science*, 22:5, s 837–846. [doi: 10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x](https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2011.01285.x).
- Pariente, S. (2000). Spatial patterns of soil moisture as affected by shrubs, in different climatic conditions. *Environmental Monitoring and Assessment* 73, s 237-251
- Parker, A. J. & Parker, A. J. (1982). The topographic relative moisture index : an approach to soil-moisture assessment in mountain terrain, *Physical Geography* 3:2, s 160-168
- Pearson, R. G., Phillips, S. J., Loranty, M. M., Beck, P. S. A., Damoulas, T., Knight, S. J., & Goetz, S. J. (2013). Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change*. 3, s 673-677 <https://doi.org/10.1038/nclimate1858>
- Python 3.7 (2018). <https://www.python.org/>

- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2018). The R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria [Online]. Available: <https://www.r-project.org/>
- Raduła, M. W., Szymura, T. H. & Szymura, M. (2018). Topographic wetness index explains soil moisture better than bioindication with Ellenberg's indicator values, *Ecological Indicators*. 85, s 172-179. doi: 10.1016/j.ecolind.2017.10.011.
- Reu, J., Bourgeois, J., Bats, M., Zwertvaegher, A., Gelorini, V., Smedt, P., Chu, W., Antrop, M., Maeyer, P., Finke, P., Meirvenne, M., Verniers, J. & Crombé, P. (2013). Geomorphology Application of the topographic position index to heterogeneous landscapes, *Geomorphology*. 186, s 39–49. doi:10.1016/j.geomorph.2012.12.015.
- le Roux, P. C., Aalto, J., & Luoto, M. (2013a). Soil moisture's underestimated role in climate change impact modelling in low-energy systems. *Global Change Biology*, 19:10, s 2965– 2975. <https://doi.org/10.1111/gcb.12286>
- le Roux, P. C., Lenoir, J., Pellissier, L., Wisz, M. S., & Luoto, M. (2013b). Horizontal, but not vertical, biotic interactions affect fine-scale plant distribution patterns in a low-energy system. *Ecology*, 94:3, s 671–682. <https://doi.org/10.1890/12-1482.1>
- le Roux, P. C. & Pellissier, L., Wisz, M. & Luoto, M. (2014). Incorporating dominant species as proxies for biotic interactions strengthens plant community models, *Journal of Ecology*. 102:3, s 767–775. doi:10.1111/1365-2745.12239.
- Saccone, P., Hoikka, K. & Virtanen, R. (2017). What if plant functional types conceal species-specific responses to environment? Study on arctic shrub communities, *Ecology*, 98:6, s 1600–1612. doi: 10.1002/ecy.1817.
- Sturm, M., Charles, R., & Tape, K. (2000). Climate change: Increasing shrub abundance in the Arctic. *Nature*, 411, 546-547. <https://doi.org/10.1038/35079180>
- Sturm, M., Holmgren, J., McFadden, J. P., Liston, G. E., Chapin, F. S., Racine, C. H., ... Racine, C. H. (2001). Snow–Shrub Interactions in Arctic Tundra: A Hypothesis with Climatic



Implications. *Journal of Climate*, 14:3, s 336–344. [https://doi.org/10.1175/1520-0442\(2001\)014<0336:SSIIAT>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0442(2001)014<0336:SSIIAT>2.0.CO;2)

Svoray, T., Mazor, S., & Bar, P. (2007). How is shrub cover related to soil moisture and patch geometry in the fragmented landscape of the northern Negev desert? *Landscape Ecology*. 22, s 105–116. <https://doi.org/10.1007/s10980-006-9004-3>

Tagil, S., Jenness, J., (2008). GIS-based automated landform classification and topographic, landcover and geologic attributes of landforms around the Yazoren Polje, Turkey. *Journal of Applied Sciences* 8, 910–921.

Tape, K. D., Hallinger, M., Welker, J. & Ruess, R. (2012). Landscape Heterogeneity of Shrub Expansion in Arctic Alaska, *Ecosystems*. 15, s 711–724. doi: [10.1007/s10021-012-9540-4](https://doi.org/10.1007/s10021-012-9540-4).

Virtanen, R., Oksanen, J., Oksanen, L. & Razzhivin, V. (2006). Broad-scale vegetation-environment relationships in Eurasian high-latitude areas, *Journal of Vegetation Science*, 17:4, s. 519. doi: [10.1658/1100-9233\(2006\)17\[519:BVRIEH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2006)17[519:BVRIEH]2.0.CO;2).

Virtanen, R., Luoto, M., Rämä, T., Mikkola, K., Hjort, J., Grytnes, J.-A., & Birks, H. J. B. (2010). Recent vegetation changes at the high-latitude tree line ecotone are controlled by geomorphological disturbance, productivity and diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19:6, s 810–821. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00570.x>

Vuorinen, K., Oksanen, L., Oksanen, T., Pyykönen, A., Olofsson, J. & Virtanen, R. (2017). Open tundra persist, but arctic features decline—Vegetation changes in the warming Fennoscandian tundra, *Global Change Biology*. 23, s 3794–3807. doi:[10.1111/gcb.13710](https://doi.org/10.1111/gcb.13710).

Väre & Partanen (2017). Suomen tunturikasvio. 3 p. s. 255. Metsäkustannus, Helsinki.

- Walker, D. A., Raynolds, M. K., Daniëls, F. J. A., Einarsson, Elvebakk, ;, Arve, ... Katenin, A. E. (2005). The Circumpolar Arctic vegetation map. *Journal of Vegetation Science*, 16, s 267–282.
- Weijers, S., Pape, R., Löffler, J. & Myers-Smith, I-H. (2018). Contrasting shrub species respond to early summer temperatures leading to correspondence of shrub growth patterns, *Environmental Research Letters*. IOP Publishing, 13:3, s 34005. [doi: 10.1088/1748-9326/aaa5b8](https://doi.org/10.1088/1748-9326/aaa5b8).
- Weltzin, J. F., Loik, M. E., Schwinning, S., Williams, D. G., Fay, P. A., Haddad, B. M., ... Zak, J. C. (2003). Assessing the Response of Terrestrial Ecosystems to Potential Changes in Precipitation. *BioScience*, 53:10, s 941-952.  
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0941:ATROTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0941:ATROTE]2.0.CO;2)
- Williams, C. J., McNamara, J. P., & Chandler, D. G. (2009). Controls on the temporal and spatial variability of soil moisture in a mountainous landscape: the signature of snow and complex terrain. *Hydrology and Earth System Sciences*, 13:7, s 1325–1336.  
<https://doi.org/10.5194/hess-13-1325-2009>
- Winkler, D. E., Chapin, K. J., & Kueppers, L. M. (2016). Soil moisture mediates alpine life form and community productivity responses to warming. *Ecology*, 97:6, s 1553-1563  
<https://doi.org/10.1890/15-1197.1>

## LIITTEET

*Liite 1* Pythonilla tehty aineiston luokittelu ja uusien muuttujien laskenta.

PYTHON 1.1 Kasvillisuuden functionaalisten ryhmien muuttujien laskenta.

```
# List of species by functional groups: Heinät & sarat, ruohovartiset kasvit & muut puuvartiset kuin  
kaksi dominoivinta pensasta
```

```
heiSa=['anthal', 'carbi', 'carru', 'carva', 'desfl', 'fesov', 'hieal', 'juntr', 'poaal',
```

```
      'carla', 'luzwa', 'luzspi', 'luzco', 'luzmu', 'trisp', 'erian', 'carro', 'eupfi', 'carcan',  
      'trice', 'equpa', 'erisc', 'carcap', 'agrme', 'narst', 'junfi', 'cardi', 'junbi', 'vahat',  
      'caraq', 'luzsu', 'carsp', 'luzspi', 'carni', 'desal', 'poalge', 'erian', 'calam', 'CarexX_sp']
```

```
ruoho=['baral', 'antal', 'antdi', 'bisvi', 'camro', 'diala', 'gnasu', 'hiersp',
```

```
      'hupse', 'pedla', 'potcr', 'ranac', 'saual', 'sibpr', 'silac', 'solvir', 'tarsp', 'thaal', 'trieu', 'veral', 'viobi',  
      'loipr', 'troeu', 'ortse', 'rumac', 'myode', 'ceral', 'rubch', 'pinal', 'coeci', 'andpo', 'tofpu', 'gnano',  
      'corsu', 'oxydi', 'stelbo', 'ranni', 'visal', 'epian', 'pyrmi', 'alcsp', 'antca', 'gersy', 'lycan', 'dipal',  
      'selsel', 'equsy', 'equpr', 'eusc']
```

```
puu=['caste', 'emphe', 'phyca', 'vacmy', 'salla', 'salmte', 'salmfo', 'salre',  
     'sallana', 'betpu', 'cashy', 'arcal', 'arcuv', 'linbo', 'salhe', 'salpo', 'vacul', 'vacvi', 'salixX_sp']
```

```
# Function for calculation species richness
```

```
def calcrichness (lista, data, colric):
```

```
    for i, row in data.iterrows():
```

```
        myri=[]
```

```
        for laji in lista:
```

```
            if row[laji]>0:
```

```
                luku=1
```

```
                myri.append(luku)
```

```
                summa=len(myri)
```

```
        data.loc[i,colric]=summa
```

```
# Call function calcrichness for each list.
```

```
colric='heiSa_ri'      #example list  
calcrichness(heiSa,data,colric)
```

# Function for species cover and mean of maximum height in each functional group

```
def functionalVariables(lista,data,colMean,colCo,colMax):
```

```
    for i, row in data.iterrows():
```

```
        myco=[]
```

```
        mymean=[]
```

```
        myMax=[]
```

```
    for laji in lista:
```

```
        if row[laji]>0:
```

```
            mymean.append(row[laji+'_mean'])
```

```
            myco.append(row[laji])
```

```
        summa=sum(myco)
```

```
        data.loc[i,colCo]=summa
```

```
        data.loc[i,colMean]=np.mean(mymean)
```

```
    if colMax is not False:
```

```
        if row[laji]>0:
```

```
            myMax.append(row[laji+'_max'])
```

```
            maksimi=np.mean(myMax)
```

```
            data.loc[i,colMax]=maksimi
```

```
            data[colMax]=data[colMax].fillna(0)
```

```
data[colMean]=data[colMean].fillna(0)
```

```
data[colCo]=data[colCo].fillna(0)
```

```
colCo='BetJun_co'
```

```
colMean='BetJun_mean'
```

```
colMax='BetJun_max'
```

```
functionalVariables(shrub, data,colMean,colCo,colMax)
```

## 1.2 Mesotopografian luokittel

# Mesotopography re-classification

```
for i, row in data.iterrows():

    if row['MesoT'] < 4:

        print(row['MesoT'])

        data.loc[i, 'MesoClass'] = 1

    if row['MesoT'] > 3 and row['MesoT'] < 8:

        data.loc[i, 'MesoClass'] = 2

    if row['MesoT'] > 7:

        data.loc[i, 'MesoClass'] = 3

    if row['MesoT'] == 0 or row['MesoT'] > 10 :

        print('error, check for data typos', row)
```

## 1.3 Aspektin luokittelu

```
def AspectClassify (data, aspect):

    data['aspectClass'] = None

    data['aspectName'] = None

    for i, row in data.iterrows():

        if row[aspect] == -1:

            data.loc[i, 'aspectClass'] = 0

            data.loc[i, 'aspectName'] = 'Flat'

        if row[aspect] < 22.5 or row[aspect] >= 337.5:
```

```

if row[aspect] < 22.5 or row[aspect] >= 337.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=1
    data.loc[i,'aspectName']='North'
if row[aspect] >= 22.5 and row[aspect] < 67.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=2
    data.loc[i,'aspectName']='northeast'
if row[aspect] >= 67.5 and row[aspect] < 112.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=3
    data.loc[i,'aspectName']='East'
if row[aspect] >= 112.5 and row[aspect] <157.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=4
    data.loc[i,'aspectName']='Southeast'
if row[aspect] >= 157.5 and row[aspect] < 202.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=5
    data.loc[i,'aspectName']='south'
if row[aspect]>= 202.5 and row[aspect] <247.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=6
    data.loc[i,'aspectName']='southwest'
if row[aspect]>= 247.5 and row[aspect] <292.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=7
    data.loc[i,'aspectName']='west'
if row[aspect]>=292.5 and row[aspect] < 337.5:
    data.loc[i,'aspectClass']=8
    data.loc[i,'aspectName']='northwest'

data=data
aspect='aspect'
AspectClassify(data,aspect)

```

## 1.4 Aineiston muutos parittaiseksi

# AGGREGATE DATASET TO SHRUB AND BARE FOR COMPARISON!

```
grouped = data_fill.groupby('absence')
```

```
#determ. groups
```

```
shr = 'b'
```

```
bare = 'g'
```

```
#Call for groups
```

```
bare = grouped.get_group(bare)
```

```
shrub = grouped.get_group(shr)
```

```
# create new index for mergin datasets to keep right pairs together
```

```
bare.index = range(205) #205 is half of the full dataset
```

```
shrub.index = range(205)
```

```
# use if dataframe wanted as Geopandas dataframe
```

```
#shrub= gpd.GeoDataFrame(shrub, geometry='geometry')
```

```
#bare= gpd.GeoDataFrame(bare, geometry='geometry')
```

```
bare['id'] = bare.index.values
```

```
shrub['id'] = shrub.index.values
```

```
# combine shrub to bare dataset using common ID field just created.
```

```
pairedData= pd.merge(bare,shrub, how='left', on = 'id')
```

## Liite 2 le Roux bootstrap

```
# Aseta vakiot
calibration.proportion <- 0.70
reps <- 100
GAM.family <- "gaussian"
ResponseCol <- 3

# Mallit, jotka halutaan bootstrapata
mod1 <- gam(tEro1_y ~ te(easting_x, northing_x, k=4)+s(elevation_x, k=4)+s(rad7_x, k=4),
            family="gaussian", data=data2) # Topography and location
summary(mod1)

mod2 <- gam(tEro1_y ~ te(easting_x, northing_x, k=4)+s(elevation_x, k=4)+s(rad7_x, k=4)
            +s(covAllEro_y, k=4)
            ,family="gaussian", data=data2) #shrub
summary(mod2)

mod3 <- gam(tEro1_y ~ te(easting_x, northing_x, k=4)+s(elevation_x, k=4)+s(rad7_x, k=4)
            +s(turveEro_y, k=4)
            +s(covAllEro_y, k=4)
            +s(msEro1_y, k=4)
            , family="gaussian", data=data2) #soil difference
summary(mod3)

# Funktio, jolla saadaan mallien selityssaste ja merkitsevyys
bs.gam.function <- function(formula, data2, indices) {
  d <- data2[indices, ]
  model <- gam(formula, data = d, family = GAM.family)
  return(summary(model)$r.sq)
}

# Bootstrapataan mallit n kertaa
bs.mod1 <- boot(data = data2, statistic = bs.gam.function, R = reps, formula = mod1$formula)
bs.mod2 <- boot(data = data2, statistic = bs.gam.function, R = reps, formula = mod2$formula)
bs.mod3 <- boot(data = data2, statistic = bs.gam.function, R = reps, formula = mod3$formula)

# Koostetaan bootstrap informaatio plottausta varten
bs.adj.r2.df <- data.frame("Model" = rep(1 : 3, each = reps), "Adj_r2" = rbind(bs.mod1$t, bs.mod2$t, bs.mod3$t))
Model.term <- as.factor(bs.adj.r2.df$Model)
R2.term <- bs.adj.r2.df$Adj_r2

# Ovatko erot tilastollisesti merkitsevi??
wilcox.test(bs.mod1$t, bs.mod2$t)
wilcox.test(bs.mod2$t, bs.mod3$t)

# Plotataan mallin selityssasteet
par(xpd = TRUE, mfrow=c(1,1))
plot(R2.term ~ Model.term, xlab = "Model", ylab = "Bootstrap adjusted R2", xaxt = "n",
     col=topo.colors(3))
axis(side = 1, at = 1 : 3, labels = c("Topography", "T+shrub", "T+ S+ organic layer"))
```



```
#### Selityksaste
mod1.cv.corr <- NULL; mod2.cv.corr <- NULL; mod3.cv.corr <- NULL
for (m in 1 : reps) {

  # Jaetaan data kalibraatio- ja evaluointiaineistoon
  data2 <- data2[order(runif(length(data1[, 1]))), ]
  data.cal <- data2[1 : ceiling(calibration.proportion * length(data2[, 1])) ,]
  data.val <- data2[-c(1 : ceiling(calibration.proportion * length(data2[, 1]))), ]

  # tehdään GAMit kalibrointiaineistolla
  mod1 <- gam(formula = mod1$formula, family = GAM.family, data = data.cal)
  mod2 <- gam(formula = mod2$formula, family = GAM.family, data = data.cal)
  mod3 <- gam(formula = mod3$formula, family = GAM.family, data = data.cal)

  # Ennustetaan validointi datasetille
  mod1.predict <- predict(object = mod1, newdata = data.val, type = "response")
  mod2.predict <- predict(object = mod2, newdata = data.val, type = "response")
  mod3.predict <- predict(object = mod3, newdata = data.val, type = "response")

  mod1.cv.corr[m] <- summary(lm(data.val[, ResponseCol] ~ mod1.predict))$adj.r.squared
  mod2.cv.corr[m] <- summary(lm(data.val[, ResponseCol] ~ mod2.predict))$adj.r.squared
  mod3.cv.corr[m] <- summary(lm(data.val[, ResponseCol] ~ mod3.predict))$adj.r.squared
}

# Luodaan datafreimi, jossa on tieto ristiinvalidoinnin tuloksista
cv.df <- data.frame("Model" = rep(1 : 3, each = reps), "Pearson_r" = c(mod1.cv.corr, mod2.cv.corr, mod3.cv.corr))
Model.term <- as.factor(cv.df$Model)
cv.term <- cv.df$Pearson_r

# Ovatko erot tilastollisesti merkitseviä?
wilcox.test(mod1.cv.corr, mod2.cv.corr)
wilcox.test(mod2.cv.corr, mod3.cv.corr)

# Plotataan tulokset
plot(cv.term ~ Model.term, xlab = "Model", ylab = "Predictive power (adjusted R2)",
     col=topo.colors(3), xaxt = "n", ylim = c(.7, 1))
axis(side = 1, at = 1 : 3, labels = c("Geographical location", "G + Topo", "G + T + Water"))
```

Liite 3. Tutkimusaloilla tavatut lajit ja niiden jaottelu funktionaalsiin ryelmiin tutkielmassa.

Heinät ja sarat	alias	ruohovartiset	alias	Puuvartiset	alias
<i>Anthoxanthum alpinum</i>	anthal	<i>Astragalus alpinus</i>	astal	<i>Cassiope tetragona</i>	caste
<i>Calamagrostis lap.</i>	calla	<i>Bartsia alpina</i>	baral	<i>Empetrum hermaph.</i>	emphe
<i>Carex bigelowii</i>	carbi	<i>Antennaria alpina</i>	antal	<i>Phyllodoce caerulea</i>	phyca
<i>Carex rupestris</i>	carru	<i>Antennaria dioica</i>	antdi	<i>Vaccinium myrtillus</i>	vacmy
<i>Carex vaginata</i>	carva	<i>Bistorta vivipara</i>	bisvi	<i>Salix lapponum</i>	salla
<i>Deschampsia flexuosa</i>	desfl	<i>Campanula rotundifolia</i>	camro	<i>Salix myrsinites</i>	salmte
<i>Festuca ovina</i>	fesov	<i>Diapensia lapponica</i>	diala	<i>Salix myrsinofolia</i>	salmfo
<i>Hierochloë alpina</i>	hieal	<i>Gnaphalium supinum</i>	gnasu	<i>Salix reticulata</i>	salre
<i>Juncus trifidus</i>	Juntr	<i>Hieracium ssp.</i>	hiersp	<i>Salix lanata</i>	sallana
<i>Poa alpina</i>	poaal	<i>Huperzia selago</i>	hupse	<i>Betula pubescens subsp. czerepanovi</i>	betpu
<i>Carex lachenalii</i>	carla	<i>Pedicularis lapponica</i>	pedla	<i>Cassiope hypnoides</i>	cashy
<i>Luzula Wahlenbergii</i>	luzwa	<i>Potentilla crantzii</i>	potcr	<i>Arctostaphylos alpina</i>	arcap
<i>Luzula spicata</i>	luzspi	<i>Ranunculus acris</i>	ranac	<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>	arcuv
<i>Luzula Confusa</i>	luzco	<i>Saussurea alpina</i>	sauaal	<i>Linnaea borealis</i>	Linbo
<i>Luzula Multiflora</i>	luzmu	<i>Sibbaldia procumbens</i>	sibpr	<i>Salix herbacea</i>	salhe
<i>Trisetum spicatum</i>	trisp	<i>Silene acaulis</i>	silac	<i>Salix polaris</i>	salpo
<i>Eriophorum angustifolium</i>	erian	<i>Solidago virgaurea</i>	solvir	<i>Vaccinium uliginosum</i>	vacul
<i>Carex Rotundata</i>	carro	<i>Taraxacum ssp.</i>	tarsp	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	vacvi
<i>Calamagrostis stricta</i>	calst	<i>Thalictrum alpinum</i>	thaal		
<i>Euphrasia frigida</i>	eupfi	<i>Trientalis europaea</i>	trieu		
<i>Carex capillaris</i>	carca	<i>Veronica alpina</i>	veral	Dominantit pensaat	alias
<i>Tricophorum cespitosum</i>	trice	<i>Viola biflora (sp)</i>	viobi	<i>Juniperus communis</i>	juncto
<i>Equisetum palustre</i>	equpa	<i>Loiseleuria Procumbens</i>	loipr	<i>Betula nana</i>	betna
<i>Eriophorum scheuchzeri</i>	erisc	<i>Trollius Europaes</i>	troeu		
<i>Carex canescens</i>	carca	<i>Orthilia secunda</i>	ortse		
<i>Agrostis mertensii</i>	agrme	<i>Rumex acetosa</i>	rumac		
<i>Nardus stricta</i>	narst	<i>Myosotis decumbens</i>	myode		
<i>Juncus filiformis</i>	junfi	<i>Cerastium alpinum</i>	ceral		
<i>Carex dioica</i>	cardi	<i>Rubus chamaemorus</i>	rubch		
<i>Juncus biglumis</i>	junbi	<i>Pinquicula alpina</i>	pinal		
<i>Vahlodea atropurpurea</i>	vahat	<i>Coeloglossum viride</i>	coeci		
<i>Carex aquatilis</i>	caraq	<i>Andromeda polidifolia</i>	andpo		
<i>Luzula sudetica</i>	luzsu	<i>Tofieldia pusilla</i>	tofpu		
<i>Carex sp.</i>	carsp	<i>Gnaphalium novegicum</i>	gnano		
<i>Luzula sp.</i>	luzspi	<i>Cornus suecica</i>	corsu		
<i>Carex nigra ssp. nigra</i>	carni	<i>Oxyria digyna</i>	oxydi		
<i>Deschampsia alpina</i>	desal	<i>Stellaria borealis</i>	stelbo		
<i>Poa alpigena</i>	poalge	<i>Ranunculus nivalis</i>	ranni		
<i>Eriophorum angustifolium</i>	erian	<i>Viscaria alpina</i>	visal		
<i>Calamagrostis sp</i>	calam	<i>Epilobium anagallidifolium</i>	epian		
		<i>Pyrola minor</i>	pyrmi		
		<i>Alchemilla sp.</i>	alcsp		
		<i>Antennaria canescens</i>	antca		
		<i>Geranium sylvaticum</i>	gersy		
		<i>Lycopodium annotin.</i>	Lycan		
		<i>Diphasiastrum alpinum</i>	dipal		
		<i>Selaginella selaginoides</i>	selsel		
		<i>Equisetum sylvaticum</i>	equsy		
		<i>Equisetum pratense</i>	equpr		
		<i>Equisetum scirpoides</i>	equsc		

*Liite 4* Differentiaalikorjauksen onnistuminen ja lopullisten alojen paikannuksen tarkkuus. 15 ruudun differentiaalikorjaus ei onnistunut, minkä seurauksena osalla aloista paikannustarkkuus on huomattavan suuri. Keskiarvoisesti kaikkia aloja tarkasteltaessa paikannustarkkuus on kuitenkin riittävä, joskin maksimiarvot ovat huomattavia. Huomioitaessa vain alat, joilla differentiaalikorjaus onnistui niin korjauksen tarkkuuden keskiarvo on huomattavan hyvä huolimatta suhteellisen suuresta heitosta maksimitarkkuudessa. SD:llä viitataan keskihajontaan ja KA:lla keskiarvoon. N on ruutujen lukumäärä kussakin ryhmässä

	N	Min cm	Max cm	KA cm	SD cm
Kaikki alat	410	2	1237	37	161
vain korjatut	392	2	149	7	15
korjaamattomat	15	4	1237	774	316

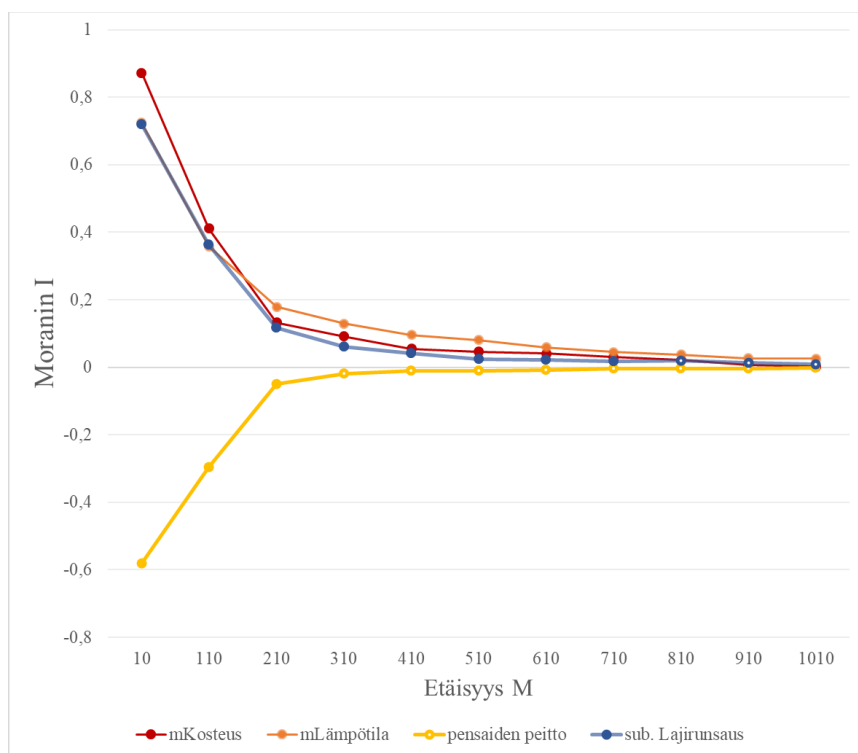
*Liite 5* Taustamuuttujien parittaisuus Wilcoxon paired = True

statistic parameter	p.value	significance	alternative
orgaanisen kerroksen paksuus	1.142173e-11	***	less
mineraalimaan paksuus	0.1839474	ns	two.sided
kivisyys		***	greater
sammalpeite	6.765593e-11	***	greater
jäkäläpeite	9.18532e-20	***	greater
negromassa	8.041944e-05	***	greater
paljas maa	3.316827e-10	***	greater
TPI 30 m	0.2526404	ns	two.sided
SWI	0.06943922	ns	two.sided

Liite 6 Tutkittavien muuttujien parittaisuus Wilcoxonin parittaisella testillä sekä aineiston samankaltaisuutta tarkastelevalla T-testillä. Kasvillisuuden osalta aineiston parittaisuus oli tilastollisesti merkitsevää sub. lajirunsauden, heinä ja sarakasvien peitossa sekä ruoho- ja sub. puuvartisten kasvien korkeudessa. Maaperän kosteuden- ja lämpötilan kaikki kampanjat olivat tilastollisesti merkitsevästi parittaisia ja absoluuttiset arvot olivat avoimella tundralla suurempia.

Kasvillisuusmuuttuja	Wilcoxon P-arvo	T-Testi	erotuksen ka	erotuksen $\sigma^2$	erotuksen $\sigma$
Kokonais-lajirunsaus	ns 0,35	ns 0,44	-0,12	5,23	2,28
sub, lajirunsaus	*** suurempi	*** suurempi	0,68	4,4	2
Heinäkasvien lajirunsaus	ns 0,63	ns 0,44	0,01	0,74	0,86
Heinäkasvien peitto	*** suurempi	*** suurempi	1,4	10,27	3,2
Heinäkasvien korkeus	ns 0,35	ns 0,27	0,56	54,5	7,38
Ruohovartisten lajirunsaus	ns 0,28	ns 0,22	0,12	2,3	1,52
Ruohovartisten peitto	ns 0,4	ns 0,2	-0,93	108,05	10,39
Ruohovartisten korkeus	*** Pienempi	*** Pienempi	-1,2	15,9	3,98
Sub, puuvartisten lajirunsaus	ns 0,44	ns 0,35	-0,07	1,27	1,13
Sub, puuvartisten peitto	ns 0,46	ns 0,89	-0,2	469,17	21,6
Sub, puuvartisten korkeus	*** Pienempi	*** Pienempi	-2,27	6,9	2,62
Maaperän lämpötila 1	*** suurempi	*** suurempi	0,77	0,86	0,92
Maaperän lämpötila 2	*** suurempi	*** suurempi	0,55	0,44	0,66
Maaperän lämpötila 3	*** suurempi	*** suurempi	0,29	0,36	0,6
Maaperän kosteus 1	*** suurempi	*** suurempi	2,76	45,9	6,7
Maaperän kosteus 2	*** suurempi	*** suurempi	3,04	44,6	6,6
Maaperän kosteus 3	*** suurempi	*** suurempi	1,64	32	5,6

Liite 7. Aineiston spatiaalinen autokorrelaatio tarkasteltuna Moranin indeksillä



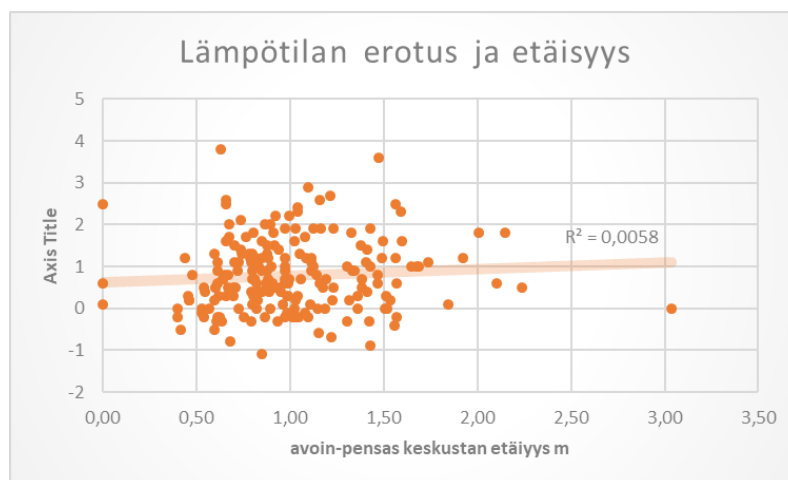
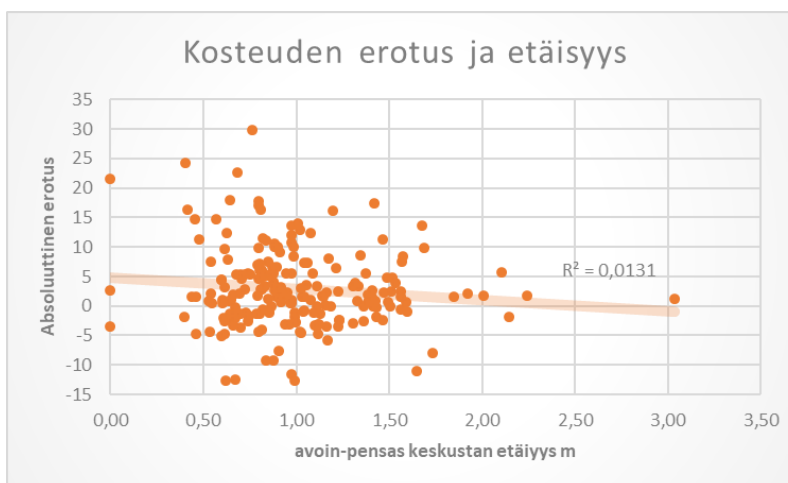
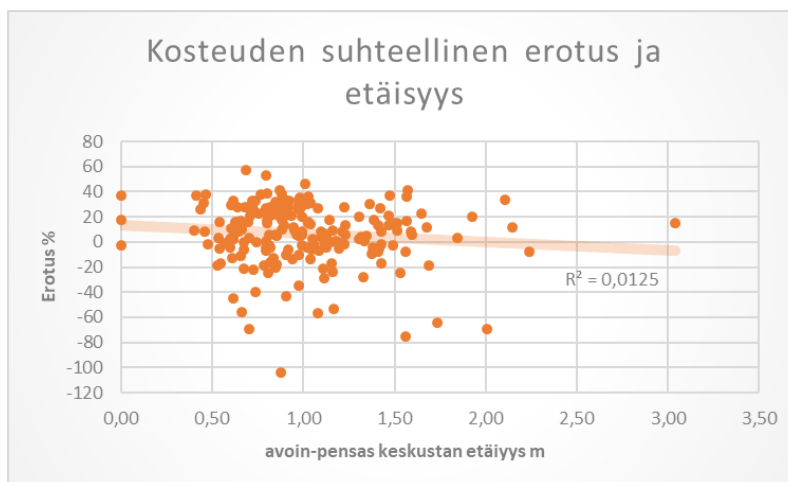
Näytealojen välinen spatiaalinen autokorrelaatio tarkasteltuna Moranin I:llä 300 metrin etäisyyden kohdalla.

Muuttuja	Moranin I	P-arvo
Kaikkien puuvartisten peitto	-0,244	***
sub. Lajirunsaus	0,628	***
maaperän kosteus	0,83	***
maaperän lämpötila	0,693	***

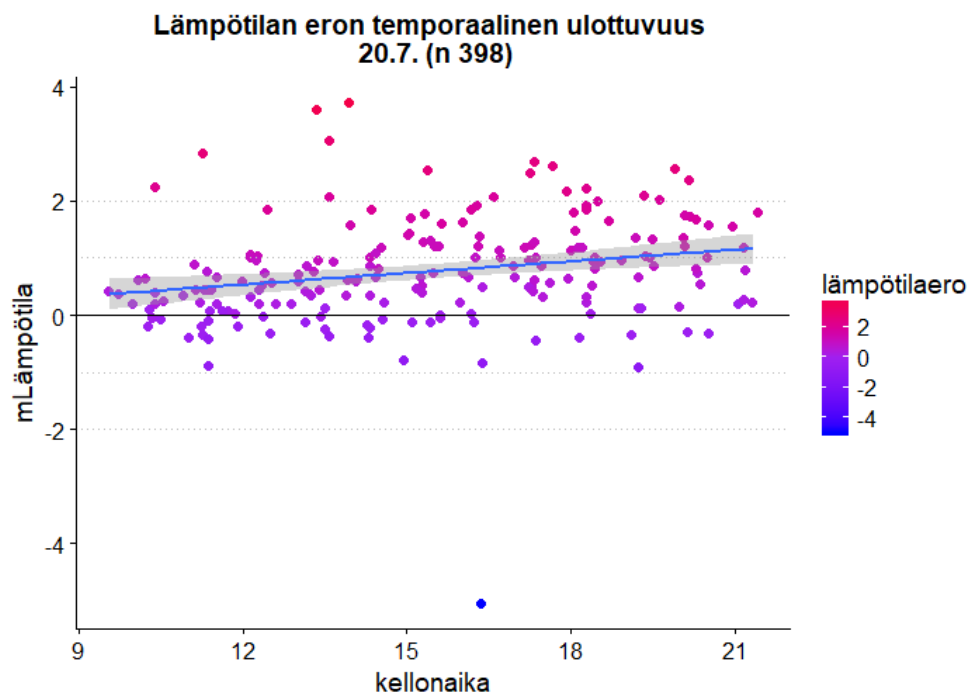
Parittaisten tutkimusalojen keskustojen välisen etäisyyden ja pareilta mitattujen tarkasteltavien muuttujien välinen tilastollinen vuorovaikutus tarkasteltuna Spearmanin järjestyskorrelaatiolla. Muuttujien välillä havaittiin vain hyvin lievä korrelaatio, joka ei ollut tilastollisesti merkitsevä. Ab. Merkitsee absoluuttisten arvojen laskutoimituksia ja suht. suhteellisten lukujen tarkastelua.

Muuttuja	Spearmanin korrelaatio	P-arvo
Kosteuden ab. erotus	-0.10	ns
kosteuden suht. Erotus	-0.06	ns
lämpötilan erotus	0.11	ns

Liite 8 Tarkasteltavien muuttujien ja tutkimusaloje etäisyyden välinen korrelaatio



Liite 9. Maaperän lämpötilojen ero kasvaa päivän mittaen. Korkeimmat lämpötilaerot mitattiin keskipäivän aikaan. Lämpötilalla ja kellonajalla on tilastollisesti erittäin merkitsevä lievä (0,23) positiivinen korrelaatio ja lineaarisessa mallissa kellonaika selittää noin 5 % eron vaihtelusta. Pistepilven perusteella suhde ei ole lineaarinen vaan lämpötilat laskevat iltaa kohden,



*Liite 10 Maaperän kosteuden kampanjoiden kuvailevat tilastolliset tunnusluvut. Kampanjat suoritettiin alkaen 20.7., 5.8., ja 21.8. noin 2-3 päivän kuluessa. Tilastolliset tunnusluvut laskettiin myös vertailtavien parien kosteuden absoluuttiselle erotukse (abs.) ja suhdeluvulle (suht.). Kosteus vaihteli hyvin kuivasta lähes vedenkyllästämiin aloihin. Pensaat olivat koko tutkimusjakson ajan noin 5-6 % kuivempia kuin avoimet alat, mutta korkeimmillaan jopa 50 %. Vastoin ennako-oletusta kosteus lisääntyi keskimäärin hieman kasvukauden aikana ja voimakkain kuivuminen tapahtui kosteusgradientin korkeimmissa arvoissa etenkin pensastuneilla aloilla. Avoimilla aloilla kosteuden muutos oli suurinta lämpimämmän jakson jälkeen kampanjan 2 aikana, jossa avoimien alojen maksimi- ja minimikosteudet laskivat pensasaloja nopeammin tosin palautuen kasvukauden loppua kohden. Pensailla ei havaittu tässä aineistossa erityisen suurta kosteusrajoittuneisuutta.*

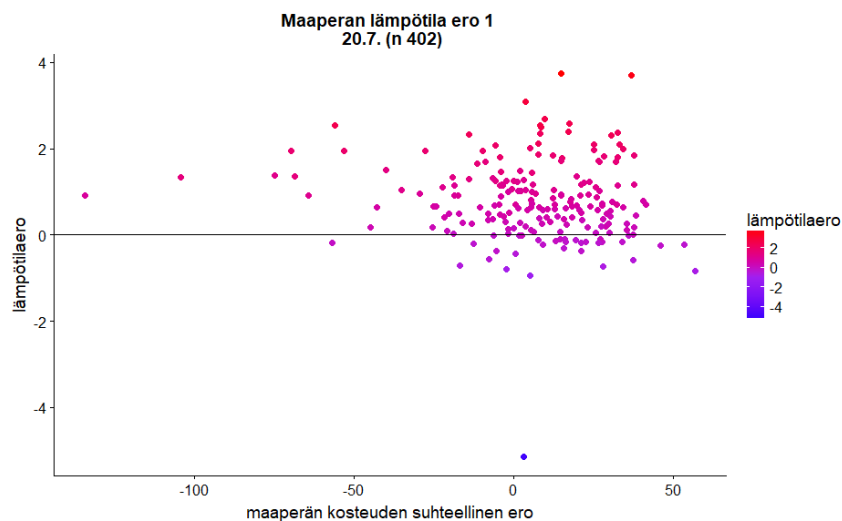
Maaperän kosteus	kampanja 1		kampanja 2		kampanja 3	
	avoin	pensas	avoin	pensas	avoin	pensas
Min	7,3	5,8	6,1	6,6	7,1	8,7
keskiarvo	25,0	22,2	26,8	23,7	26,9	25,3
Mediaani	18,9	17,0	21,6	20,2	22,0	21,5
Max	83,5	82,4	78,1	81,0	80,0	77,3
95 Fraqtiili	62,0	57,8	63,4	50,0	67,6	58,6
SD	16,8	14,5	15,4	13,0	14,8	13,3
abs.Erotus	kampanja1		kampanja2		kampanja3	
Min	-11,8		-12,6		-12,4	
KA	2,8		3,1		1,6	
Mediaani	1,9		2,0		1,2	
Max	31,8		29,8		19,8	
95Fraqtiili	16,1		16,1		12,1	
SD	6,8		6,7		5,6	
suht.Erotus	kampanja1		kampanja2		kampanja3	
Min	-134,3		-204,9		-167,6	
KA	6,0		5,7		2,0	
Mediaani	8,3		9,2		6,0	
Max	57,1		50,0		52,8	
95Fraqtiili	37,4		38,6		31,5	
SD	26,2		30,6		24,4	



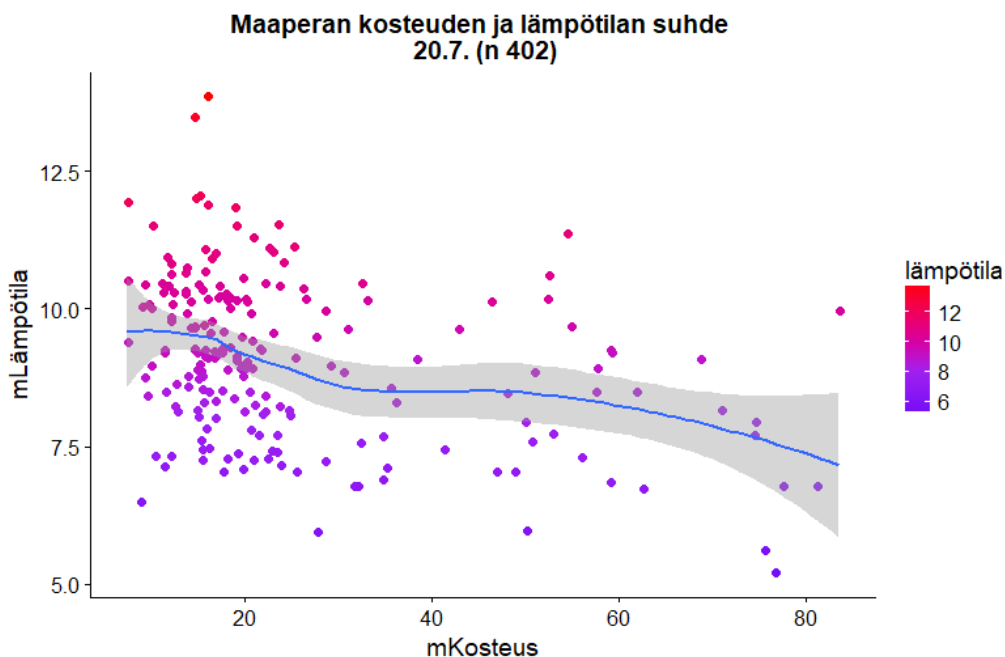
*Liite 11* kosteuden ja topografiamuuttujien korrelaatio

	TPI30_x	TPI200_x	TPIFusion_x	mesotopo_y	mesoClass_y
TPI30_x		0,3	0,7	0,4	0,4
TPI200_x	0,3		0,9	0,4	0,3
TPIFusion_x	0,7	0,9		0,5	0,4
mesotopo_y	0,4	0,4	0,5		0,9
mesoClass_y	0,4	0,3	0,4	0,9	
<b>moist1_x</b>	<b>-0,3</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,3</b>	<b>-0,5</b>	<b>-0,5</b>
<b>moist2_x</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,5</b>	<b>-0,4</b>
<b>moist3_x</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,5</b>	<b>-0,4</b>
<b>mEro1_y</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,2</b>
<b>mEro2_y</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,2</b>
<b>mEro3_y</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,1</b>	<b>-0,2</b>	<b>-0,2</b>

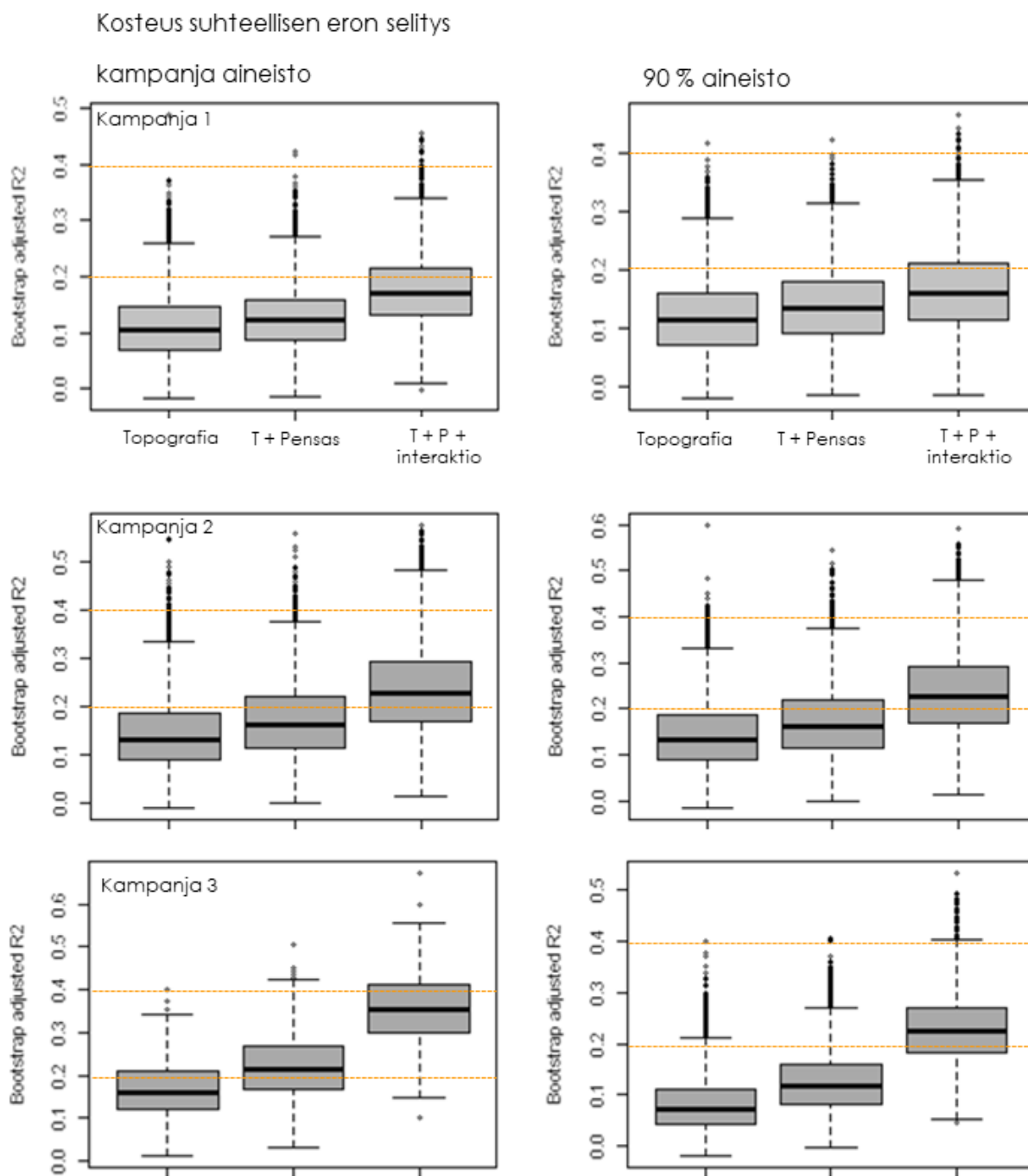
Liite 12. Maaperän kosteuden erolla ja -lämpötilan erolla ei havaittu selkeää tilastollista vuorovaikutusta huolimatta maaperän kosteuden ja lämpötilan vuorovaikutuksesta.



Liite 13. Maaperän lämpötilan ja kosteuden välinen suhde. Maaperän kosteudella voidaan selittää toisen asteen lineaarisella mallilla noin 15 % avoimen alan maaperän lämpötilan vaihtelusta, mutta loess trendiviivan mukaisesti aineistossa esiintyy paljon vaihtelua. Maaperän lämpötilaan vaikuttaa huomattavasti mittauksen vuorokauden aika, minkä seurauksena etenkin kuivassa lämpötilojen vaihtelu voi olla nopeaa ilman kosteuden puskurointia.

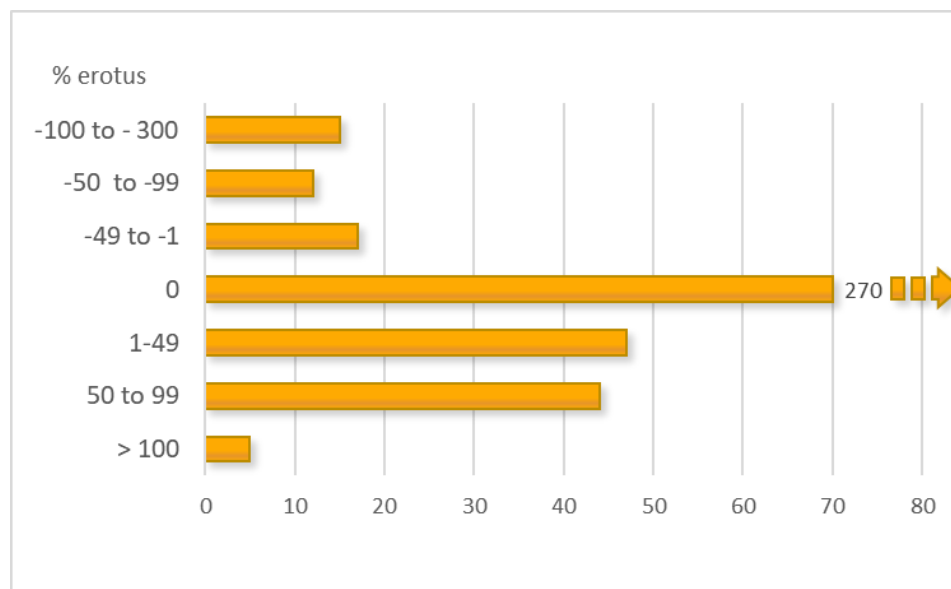


*Liite 14* Kosteuden suhteellisten erotusten mallit ja niiden selityskyky sekä kampanjoiden täysille aineistolle että 90 % aineistolle. Suhteellisen eron selityksessä mallit pystyivät selittämään noin 10-20 % vaihtelusta. Absoluuttisen eron selitykseen verrattuna täysmallin selityskyvyn nousu on pienempi, mikä on osin seurausta pienemmästä muuttujamäärästä. Absoluuttisessa erossa erittäin merkitsevä maaperän orgaanisen kerroksen paksuuden ero ei osoittautunut suhteelliselle erolle merkitseväksi. Kivisyydellä pystytään parantamaan mallin selityskykyä etenkin kasvukauden lopussa.



*Liite 15 Kasvillisuuden sub. Runsauden suhteellinen erotus tutkimusaloilla.  
Merkittäväällä osista aloista lajirunsaudessa ei ollut havaittavissa eroja.*

Stat	Lajimäärä, n 410		suhteellinen ero %	
	Paljas	Pensas	koko a.	sub. 90 %
min	0	0	-300	-88
1 st Qu	2	1	0	0
median	3	2	0	0
mean	3.8	3.2	6.4	14
3 st Qu	5	4	46	40.8
max	17	16	100	67



Liite 16. funktionaalisten ryhmien lajirunsaudet

